Ministère de l'Agriculture
Administration des Eaux et Forêts

Station de Recherches
des
Eaux et Forêts
GROENENDAAL-HOEILAART
BELGIQUE
Travaux — Série A, N° 11

Ministerie van Landbouw
Bestuur van Waters en Bossen

Proefstation
van
Waters en Bossen
GROENENDAAL-HOEILAART
BELGIË
Werken — Reeks A, Nr 11

La Variabilité génécologique du Hêtre commun (*Fagus silvatica* L.) en Belgique

par

A. GALOUX

1966

LA VARIABILITE GENECOLOGIQUE DU HETRE COMMUN (*Fagus silvatica* L.) EN BELGIQUE

Sommaire

CHAPITRE IV
CONCLUSIONS

La Variabilité génécologique du Hêtre commun
(*Fagus silvatica* L.)
en Belgique

Introduction

On sait que l'information relative à la variabilité génétique du hêtre commun est au total très modeste. Seules un petit nombre de recherches semblent avoir été entreprises avant la dernière guerre au Danemark et en Suisse, (Oppermann, A., 1908 ; Burger, H., 1948, 1933). Plus tard Von Arnswaldt, H., J. (1950) s'en est préoccupé en Allemagne. Des recherches très étendues sont maintenant dirigées par Krahl-Urban, J. (1952, 1953). Ce dernier a visité une bonne partie des hêtraies d'Europe et a pu acquérir une large documentation sur la variabilité écologique des hêtraies ; il en a analysé et publié les principaux éléments

---

Nous ne pouvons rendre compte des résultats de ces recherches sans évoquer ici les personnes qui ont bien voulu, à notre demande, nous apporter leur concours efficace.

Les Prof. J. Teghem (Bruxelles) et K. Stern (Hambourg-Reinbeck) se sont efforcés de nous éclairer sur certains aspects des problèmes rencontrés. M. Debry, assistant à la Chaire de mathématique à l'Université de Bruxelles, nous a apporté une aide directe en vérifiant certains modèles généraux d'analyse.

Nous sommes redevable à la plupart des ingénieurs principaux et des ingénieurs des Eaux et Forêts de l'Etat du centre et de la partie méridionale de la Belgique pour les concours qu'ils nous ont apportés au moment des récoltes de faines, des visites des hêtraies et des installations d'expériences. Notamment, MM. Delaite à Philippeville, Houyon à Elsenborn et Mottet à Saint-Hubert ont veillé attentivement à ce que les dispositifs expérimentaux soient installés avec tout le soin désirable. M. P. Gathy, actuellement conservateur du Sart Tilman (Université de Liège) a participé directement aux expériences alors qu'elles étaient à leurs débuts.

Enfin, M. Falkenhagen, E., Ingénieur des Eaux et Forêts, qui a été notre collaborateur direct, a pris une part très importante aux travaux de mesures, de dépouillement et d'analyses statistiques, son aide nous a été précieuse.

Que toutes ces personnes veuillent bien trouver ici l'expression de nos vifs remerciements.

caractériologiques qui laissent entrevoir la variabilité génétique de l'espèce. De plus, il a installé un bon nombre de dispositifs expérimentaux destinés à l'étude de la systématique des populations. Il a donné déjà l'interprétation d'un certain nombre de résultats sur ses recherches.

Quant à nous, nos préoccupations relatives à la systématique des populations de hêtres remontent à 1950, à l'époque où la phytosociologie prenait son essor dans notre pays. A ce moment, on soupçonnait à peine l'avenir que connaît actuellement la génétique des populations dans le domaine des végétaux ligneux. Néanmoins, après avoir vérifié l'hypothèse de la validité écologique des communautés biocénologiques (GALOUX, A., 1953), nous avons cru bon de développer certaines recherches basées sur l'hypothèse de l'action de l'environnement sur la sélection des populations autochtones (microévolution) ; aussi nous avons commencé en 1953 la mise en œuvre d'un premier dispositif sur les populations et descendances individuelles de hêtres après libre pollinisation. Ce premier dispositif expérimental est maintenant installé à Florennes, forêt domaniale (1956). Plus tard, ce dispositif a été complété grâce au concours de M. GATHY, P. qui s'est efforcé de réunir des collections de graines sur des arbres individuels (arbres plus) pris dans des populations de types phytosociologiques connus. De plus, le Prof. KRAHL-URBAN a eu l'amabilité de fournir un certain nombre de lots de faines originaires d'Allemagne.

Nos recherches se fondent donc actuellement sur les dispositifs suivants : Florennes (1953-1956), Saint-Hubert (1956-1961), Florennes-Elsenborn (1958-1963). Ils totalisent trente populations et soixante descendances individuelles (familles half-sib). En effet, l'objectif que nous nous fixons est de définir tout d'abord l'amplitude de la diversité écologique du hêtre à l'intérieur d'un territoire de superficie réduite (centre et sud de la Belgique), mais présentant néanmoins un gradient d'habitats sur des substrats lithochimiques variés s'étalant de 60 à 650 m d'altitude, soit en terrains horizontaux, soit en vallées profondes. On sait maintenant que l'environnement détermine deux types d'effets jusqu'ici difficilement discernables. D'une part, il confère au phénotype une certaine physionomie, soit certains caractères d'ordre quantitatif et qualificatif : d'autre part, il agit indirectement en tant qu'élément actif de sélection sur l'évolution des génotypes (microévolution). Il convient donc d'essayer de définir, à l'intérieur de la diversité des dèmes, les composantes respectives de la variabilité propre des génotypes (en tant que stades spatiotemporels de la microévolution), et de la variation accidentelle ajoutée par les éléments contemporains du milieu. De nombreuses recherches notamment sur des plantes ligneuses ont établi d'une manière très générale combien des milieux divers avaient

induit des populations génétiquement diversifiées, au point que le plus souvent, à un essaim de stations écologiques, correspond un essaim parallèle de caractères héritables.

L'idéologie néodarwinienne a tendance à confondre dans une même explication la biosystématique et la systématique des populations ; il est manifestement apparent que les « bons caractères » du systématicien sont en fait les « caractères à haute héritabilité » de la génétique des populations.

CHAPITRE PREMIER

LES ASPECTS PHÉNOTYPIQUES

1. — *Types phytosociologiques de hêtraies.*

Les hêtraies atlantiques, ardennaises et lorraines ont été abondamment décrites ces dernières années (NOIRFALISE, A., 1948-1949, 1956 ; ROISIN, P., 1961 ; DUVIGNEAUD, P. et TANGHE, M. inédit).

Nous ne nous étendrons pas sur cet aspect des hêtraies et résumerons en un tableau succinct les seuls types de hêtraies sur lesquelles nous avons porté nos observations ou nos récoltes de matériel.

Nous les avons regroupées par territoires écologiques. Le concept du territoire écologique ainsi que la méthode de cartographie basée sur cette notion a été exposée ailleurs (GALOUX, A., 1961 ; DELVAUX, J. et GALOUX, A., 1962). Rappelons que les territoires écologiques sont des éléments espaces-temps hiérarchisés selon des critères écologiques de niveaux, distribués sur un gradient d'importance. Ils comprennent des domaines, des secteurs, des districts, des stations et des sous-stations.

Principaux types phytosociologiques de hêtraies prospectées.

DOMAINE ATLANTIQUE.

1° **Secteur brabançon.** — Essaim de hêtraies (hêtraies-chênaies) atlantiques à *Endymion nutans*. Types non précisés (HaE).

DOMAINE MÉDIOEUROPÉEN.

2° **Secteur de la Marlagne et de l'Ardenne condrusienne.** — Essaim des hêtraise (hêtraies-chênaies) à *Ilex aquifolium, Vaccinium myrtillus*. Type H. à Houx, myrtille, (HmI, M).

3° **Secteur du Condroz.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies à *Millium effusum, Ilex aquifolium, Agrostis* sp., *Rubus* sp. Type H. à Houx (HmI), type H. à *Millium* (HmMi).

4° **Secteur de l'Ardenne atlantique.** — Essaim des hêtraies (chênaies-hêtraies) et hêtraies-chênaies, éventuellement charmaies à *Ilex aquifolium, Luzula albida, Vaccinium myrtillus, Deschampsia flexuosa.*

5° **Secteur de l'Ardenne occidentale.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies et chênaies-hêtraies à *Ilex aquifolium, Luzula albida, Polygonatum verticillatum, Vaccinium myrtillus, Deschampsia flexuosa.* Type de H. à Luzule (HmL). Type de H. à Myrtille (HmM).

6° **Secteur des Vallées supérieures du Bassin mosan moyen.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies-érablaies, hêtraies-chênaies ou chênaies-hêtraies-charmaies à *Festuca silvatica, Luzula albida, Poa chaexii, Luzula maxima.* Type H. à Fétuque (HmF), Type H. à Fétuque et Grande luzule (HmFLm).

7° **Secteur de l'Ardenne méridionale.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies, chênaies-hêtraies-chênaies à *Luzula albida, Carex* sp., *Polygonatum verticillatum, Millium effusum, Vaccinium myrtillus, Deschampsia flexuosa.* Type H. nue (Hm), Type H. à Mil. (HmMi).

8° **Secteur de l'Ardenne centro-orientale.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies à *Luzula albida, Carex* sp., *Calamagrostis arundinacea, Vaccinium myrtillus, Deschampsia flexuosa.* Type H. à Luzule (HmL).

9° **Secteur de la Haute-Ardenne.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies, hêtraies-érablaies, à *Calamagrostis arundinacea, Luzula albida, Festuca silvatica, Poa chaexii, Polygonatum verticillatum.* Type H. à Luzule et Myrtille (HmLV), Type H. à Myrtille et à Deschampsie (HmV), Type H. à Luzule (HmL), Type H. à Calamagrostis et à Luzule (HmCL), Type H. à Calamagrostis et Fétuque (HmCF).

10° **Secteur lorrain.** — Essaim des hêtraies, hêtraies-chênaies, chênaies-hêtraies-charmaies à *Asperula odorata,* Type H. à Asperule, *Carex* sp. (HmAC).

2. — *Croissance et production des hêtraies.*

Les aspects quantitatifs de la croissance des hêtraies belges, sous l'angle de la productivité stationnelle, de même que sous le rapport de l'utilisation biologique de l'énergie de l'environnement, ont fait l'objet de nombreuses recherches en Belgique (entre autres Delevoy, G., 1945 ; Galoux, A., 1954, 1954, 1962 ; Reginster, P., 1955 ; Dagnelie, P., 1956, 1957, 1960).

Nous nous limiterons à rappeler que dans une hêtraie pure équienne sans ouverture de couvert, la production totale de bois fort en fonction de la hauteur totale moyenne peut être obtenue avec une bonne approximation au moyen de diverses formules

$PT = \frac{1}{1{,}853} \times H^{2{,}1471}$ PT = production totale bois fort, H = hauteur totale moyenne, soit approximativement $PT = 0{,}55\ H^2$ (Galoux, A., 1954). A la suite de nombreuses mesures de terrain et d'une démonstration mathématique rigoureuse, Dagnelie a réussi à définir que la hauteur totale moyenne des cinq plus gros bois dans une surface de 6 ares (en futaie pure ou presque pure) était un bon critère de station. Pour passer aux tables de productivité, il considère que la différence entre ce

critère et la hauteur moyenne du peuplement est environ égale à un mètre.

Nous donnons dans le tableau 1, un condensé de nos peuplements de référence avec leur développement en hauteur et leur accroissement approximatif. Les chiffres de DAGNELIE, J. sont repris en parallèle.

Sur une distance de quelque deux cents kilomètres, sur des stations écologiques se distribuant de 600 à 60 m d'altitude, la hauteur de développement des hêtraies s'étend sur un gradient allant de 23 à 40 m vers l'âge de 150 ans. La productivité varie parallèlement du simple au triple (3 à 10 m^3 de bois fort par an et par hectare). Il convient toutefois d'ajouter que la variation générale sur le gradient altitudinal s'accompagne de variations presqu'aussi importantes corrélées avec des productivités stationnelles très écartées pour des altitudes égales.

On pourrait rappeler que les hêtraies haut-montagnardes abritées des vents de crête des Vosges, de la Forêt Noire, des Alpes, par exemple vers 1 300 m d'altitude, présentent vers 150 ans une hauteur plus faible encore (20-22 m). Les hêtraies d'Europe présentent donc au total des développements très largement différents allant depuis la sylve atlantique majestueuse jusqu'à la petite forêt haut-montagnarde faite d'arbres aux fûts rectilignes traversant des cimes symétriques dans leur architecture, de faible hauteur et de petit diamètre.

3. — *Structures des cimes.*

a) Généralités. — Nous ne ferons qu'évoquer l'importance que les forestiers et les généticiens attribuent aux structures des cimes chez les arbres feuillus, ceci exclusivement sous l'angle cultural et économique. On connaît des structures particulièrement remarquables chez le chêne et le hêtre, depuis des fûts rectilignes joignant l'apex du houppier jusqu'à des architectures tourmentées telles que les hêtres tortillards ou les formes rampantes (Renkbuchen). Entre ces morphoses extrêmes, s'inscrit un gradient de types plus ou moins intermédiaires. KRAHL-URBAN, J. (1953) à la suite de VON ARNSWALDT, H.-J. (1950) a établi le classement suivant : a) arbres à cime aiguë, ayant un fût rectiligne. Arbres pouvant par leur abondance caractériser soit une race, soit une famille ou un groupe d'individus plus ou moins apparentés au sein d'une population ; b) arbres à branches en forme de balai ; c) arbres à fourches plus ou moins répétées dans les ramures de 2°, 3°, 4° ou n^{ème} ordre ; ce caractère semble porteur d'une certaine héritabilité ; les fourches uniques basses, moyennes ou hautes auraient une héritabilité faible ou nulle ; d) arbres à ramures pendulaires à héritabilité prononcée.

Tableau 1. — *Croissance et productivité des hêtraies belges.*

Secteur écologique et type de hêtraie	Altitude (m)	Age (année)	Haut. tot. moy. des 5 arbres dom. et codom. (1) ou Haut. tot. moy. (2) (m)	Haut. tot. moy. gén. des 5 plus gros bois. (DAGNELIE) (m)	Classe WIEDEMANN	Accroiss. annuel moyen bois fort		Longueur de la période de végétation (jours) T° journ. 10°
						approximat. sur peupl. repris (m³)	général d'après DAGNELIE (m³)	
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
Secteur Brabant								
Hêtraie alt. *Endymion* (HaE)	89	150	40(2)		I	10,0		170
	80	202	41(2)		I	7,8		
Secteur Vallées Supérieures								
Hêtraie à Fétuque (HmF)	400 à	150-170	33(1)	31,58	II	± 6		
	435	155			II.8		6,3	
Secteur Ardennes centro-orient.		150-170	29(1)	27,17	III	± 4,3	4,8	138
Hêtraie à Luzule (HmL)	435 à	160			III.7			
	450							
Secteur Haute Ardenne								
Hêtraie à Myrtille (HmV)	500 à	160-170	24(1)	22,61	IV/V	2,8	3,1	130
	550	183						
Hêtraie à *Calamagrostis* et *Festuca* (HmCF)	580 à 630	± 160-170	24(1)-25(1)		IV/V	2,8-3,0		130
Secteur Lorrain								
Hêtraie mésophile à Aspérule (HmAC)	365	100	32(1)		I	8,8		150

b) Méthodologie. Types d'arbres. — Afin de caractériser les divers types de hêtraies faisant l'objet des présentes recherches, nous avons tenté de développer un classement oculaire basé sur des caractères du même ordre que ceux que nous venons d'évoquer. La variabilité écologique des cimes a été répartie sur neuf types de structure dont la définition est donnée ci-après. L'analyse des peuplements a été basée sur l'établissement sur le terrain d'une courbe de fréquences de la manière suivante. La population est circonscrite sur place selon les critères d'homogénéité écologique (territoire écologique jusqu'au niveau de sous-station, type phytosociologique défini). A partir d'un point central ou d'un court itinéraire, une centaine d'individus sont caractérisés selon l'échelle des structures. Nous avons également tenté de coter sur des séries de photographies, mais le résultat s'est révélé moins satisfaisant. Il est bon de noter aussi la position sociale en se basant sur les définitions reprises ci-après.

Position sociale.

On considère une stratification du milieu aérien, où l'on différencie un sous-étage chlorophyllien principal, qui est le premier à exploiter le rayonnement incident, par opposition à un sous-étage chlorophyllien de récupération occupé par la végétation arbustive, herbacée et muscinale. On différencie dans le sous-étage chlorophyllien principal un horizon avancé, un horizon principal, un horizon secondaire et un horizon arriéré. On sait maintenant que ces horizons ont des moments et des durées particulières de fonctionnement photosynthétique.

Dominant : sujet dont la partie avancée de la cime fait saillie dans la surface chlorophyllienne ou y participe de manière prépondérante, éventuellement en développant sa forme au détriment de celle des cimes voisines.

Codominant : sujet à cime normalement développée, constituant l'élément moyen dans l'horizon principal du sous-étage principal de la chlorophylle, éventuellement en développant sa forme au détriment de celle des cimes voisines.

Intermédiaire : sujet à cime équilibrée, mais rétrécie latéralement ou déviée par les cimes voisines, appartenant à l'horizon secondaire du sous-étage principal de la chlorophylle, exclu de la lutte pour la dominance.

Dominé : sujet à cime le plus souvent réduite, imposée par les sujets voisins et supérieurs, encore exposé au rayonnement direct, mais par une ouverture de l'horizon chlorophyllien principal. Il occupe le fond d'un « entonnoir » ou d'une « cheminée » dans le sous-étage principal de la chlorophylle dont il occupe l'horizon arriéré.

Surcimé : sujet dont la cime n'est plus exposée directement au rayonnement.

Structure des cimes.

1° **Arbres ± colonnaires.** — Branches courtes (± 3-4 m de longueur à 150 ans) nombreuses, fût perçant la cime de part en part (pouvant avoir une fourche accidentelle; dans ce cas, la largeur de la cime n'est pas plus grande que chez un arbre normal). Arbres de hauteur et de diamètre généralement plus faibles que la moyenne.

Tableau 2. — *Sous-populations de hêtre. - Structure des cimes.*

N° du peuplement	Altitude (m)	Territoire écologique, secteur et sous-secteur	Localisation	Type phyto-sociologique	Hauteur des arbres dominants et codominants	Classe de productivité WIEDEMANN	Structure: Moyenne	Structure: Fréquence des types Nos 1, 2 et 3 (%)
1	550	Haute Ardenne s/s principal	Saint-Hubert - Devant Noirbain	HmM	24	IV	4,43	14
2	500	id.	Saint-Hubert - Masblette Supér.	HmL	27	III/IV	4,58	15
3	535	id.	Saint-Hubert - Haute Doneuse	HmH	23	IV	4,85	5
4	520	id.	id.	HmL	24	IV	4,90	9
5	520	id.	Saint-Hubert Haute Masblette	HmL	26	III/IV	4,83	10
6	520	id.	id.	HmL	27	III/IV	4,87	5
7	435	Vallées supérieures bassin mosan moyen	Saint-Hubert Confluent Doneuse-Masblette	HmF	32	II	3,71	50
8	435	id. s/s froid	Saint-Hubert Affluent Ouest Masblette	HmL	32	II	4,71	31
9	435	id.	Saint-Hubert Confluent Doneuse-Masblette	HmF	32	II	4,21	28
10	435	id.	id.	HmF	32	II	4,53	22
11	405	id.	id.	HmF	34	II	4,73	10
12	430	id.	Saint-Hubert-Masblette	HmF	34	II	4,45	18
13	450	id. s/s chaud	Saint-Michel-Masblette	HmFLm	32	II	4,80	11
14	440	id.	id.	HmFLm	30	II/III	4,56	15
15	365	id.	id.	HmF	34	II	4,72	8

16	430	Ard. méridionale s/s principal	Menuchenet	Hm	23	IV	5,08	17
17	350	id.	Jamoigne-Ardenne	HmF	28	III	4,86	10
18	365	id.	id.	HmM	30	III	4,62	14
19	450	id.	Menuchenet	HmL		III	5,19	18,7
20	450	id.	id.	HmL		III	5,26	22,8
21	400	Ard. occidentale s/s principal	Haut-Fays	HmL		III	5,11	4,3
22	390	id.	Pelzay	Hm		IV	5,79	11,6
23	365	Secteur lorrain s/s principal	Jamoigne (100 ans)	HmAC	33	I	4,06	33
24	250	Marlagne et Ardenne condru-sienne	Haute Marlagne	HmIM	26	III	4,35	29
25	250	id. s/s principal	id.	HmIM	26	III	4,46	26
26	300	Condroz s/s principal	Scy	HmMi	31	II/III	4,07	35
27	305	id.	Mohiville	HmI	31	II/III	4,25	30
28	70	Brabant s/s principal	Villers-la-Ville	HaE	32	II	5,09	13
29	70	id.	Bois Lembecq	HaE	36-38	I	5,12	3
30	70	id.	id.	HaE	36-38	I	5,00	6
31	70	id.	id.	HaE	36-38	I	4,78	8
32	70	id. s/s froid	id.	HaE	36-38	I	5,22	2
33	70	id.	id.	HaE	36-38	I	4,91	13
34	70-80	Brabant s/s principal	Soignes	HaE	38	I	5,04	11,3
35	70-80	id.	id.	HaE	38	I	5,26	5,3
36	70-80	id.	id.	HaE	38	I	4,89	9,1
37	70-80	id.	id.	HaE	38	I	4,86	7,9

2° **Arbres à cime ogivale.** — Branches moyennes, à angles d'insertion assez aigus et réguliers, moyennement fines. Fût traversant la cime de part en part (pouvant à la suite d'un accident former une fourche en U).

3° **Arbres à fourche haute et fine.** — Fourche ou branche forte seulement dans le quart supérieur de la hauteur de cime vivante.

4° **Arbres à fourche située vers le milieu de la cime.** — Fourche ou très grosse branche entre le quart supérieur et la moitié de la hauteur de cime vivante (fourche possible dans le quart supérieur).

5° **Arbres à fourche basse.** — Fourche ou très grosse branche dans la moitié inférieure de la cime vivante (fourche possible dans la moitié supérieure).

6° **Arbres à fourches dichotomées répétées et inégales.** — Une des branches est toujours plus faible que l'autre.

7° **Arbres à fourches dichotomées répétées et égales.** — Branches de force égale.

8° **Arbres à branches sinueuses.** — Arbres ayant la grande majorité ou la totalité des branches ondulées.

9° **Fourche en V semblant accidentelle et ne se reproduisant pas.**

c) Structure des cimes dans les hêtraies. — L'ensemble des relevés de cimes est présenté dans le tableau 2. Il comporte trente-sept peuplements répartis dans divers territoires écologiques.

Dans l'ensemble, on peut conclure que la méthode de cotation des cimes permet de caractériser les peuplements sous le rapport de l'architecture de leurs houppiers. La moyenne, de même que la fréquence des types structuraux 1, 2 et 3 constituent des taxations objectives.

L'analyse de la variance est présentée sous le numéro 1 (Tableau général des analyses de variance, p. 109).

Les carrés moyens sont significatifs à 0,001. On peut donc considérer qu'il existe des différences entre les territoires en ce qui concerne la structure des cimes. Un classement des territoires par ordre croissant de structures riches en types d'arbres fourchus se présente de la manière suivante :

Vallées supérieures du bassin mosan, Ardenne, Brabant. En dépit de leur classe de productivité élevée, les hêtraies atlantiques comportent une très grande proportion d'individus à cimes fourchues (types 4 à 7).

Dans les vallées supérieures du bassin mosan, les hêtraies de bonne productivité ont au contraire une proportion relativement élevée d'arbres nobles (types 1 à 3), ce qui confirme les observations de DAGNELIE.

Il semble donc exister une certaine probabilité pour que la structure des cimes soit en grande partie déterminée par le milieu, mais que néanmoins ce caractère présente une certaine héritabilité.

Ces observations rejoignent celles de KRAHL-URBAN, J. (1953). En se basant sur la forme des fûts, de même que sur la structure

des cimes, il a proposé une classification des sous-populations de hêtre pour l'Allemagne. Les sous-populations haut-montagnardes contiennent en général d'autant plus d'arbres 1 à 3, et de tiges rectilignes que leur altitude est élevée. Ces types se rencontrent dans les Alpes (entre 800 et 1 200 m), la haute Forêt Noire (entre 800 et 1 000 m). On peut rencontrer ce type également dans les Hautes Vosges vers 1 000-1 200 m. Par contre, avec certaines exceptions, les sous-populations de plus basse altitude présentent une proportion plus ou moins importante d'arbres fourchus et à tiges peu rectilignes.

4. — *Caractères de la feuille.*

Dans le cadre des hêtraies belges, nous avons tenté de vérifier certains caractères de la feuille du hêtre et notamment la grandeur (superficie). EBERMAYER avait déjà remarqué bien avant la fin du siècle dernier que la surface des feuilles de hêtre était variable, qu'elle diminuait plus ou moins avec l'altitude de la station. Il en donne des schémas dans son ouvrage (1876). Ayant fait des récoltes de feuilles depuis Aschaffenburg (133 m) jusqu'à la limite du hêtre dans les alpes bavaroises (1 344 m), il a obtenu sur une moyenne de mille feuilles par population, des valeurs (une feuille moyenne) s'échelonnant par exemple ainsi : 34,14 cm^2 (133 m), 18,43 cm^2 (500 m), 9,10 cm^2 à 1 344 m.

Méthodologie.

En ce qui concerne nos recherches, nous avons récolté en hiver (1962-1963) et au printemps (1963) des échantillons de feuilles mortes de la manière suivante. Dans chaque population correspondant à un individu de hêtraie écologiquement et floristiquement uniforme, on a prélevé au hasard trois échantillons groupant chacun les feuilles de dix à douze arbres pris au hasard dans chacune des placettes-échantillons. Sous chacun des dix ou douze arbres, on a recueilli une centaine de feuilles au hasard en parcourant la surface totale du couvert de l'arbre. Au laboratoire, après ressuiement, chaque échantillon composé d'un bon millier de feuilles, a été dépouillé, en sélectionnant une centaine des plus grandes feuilles. Parmi celles-ci, les dix plus grandes choisies oculairement ont fait l'objet de mensurations diverses : longueur, largeur, surface par planimètre. Parmi celles-ci, les cinq plus grandes ont été retenues pour en établir les valeurs moyennes.

La moyenne arithmétique des cinq plus grandes feuilles a été reconnue comme un critère plus sensible et plus objectif que la moyenne arithmétique de l'échantillon total en raison du fait qu'il se trouve dans tous les échantillons des petites feuilles dont l'origine présente un caractère plus ou moins accidentel ou traumatique.

Au total, cinquante-six populations dispersées à travers la plupart des hêtraies belges les plus représentatives ont été choisies.

L'analyse de la variance du caractère biosystématique « surface de feuille » est présentée sous le numéro 2 (Tableau général p. 109).

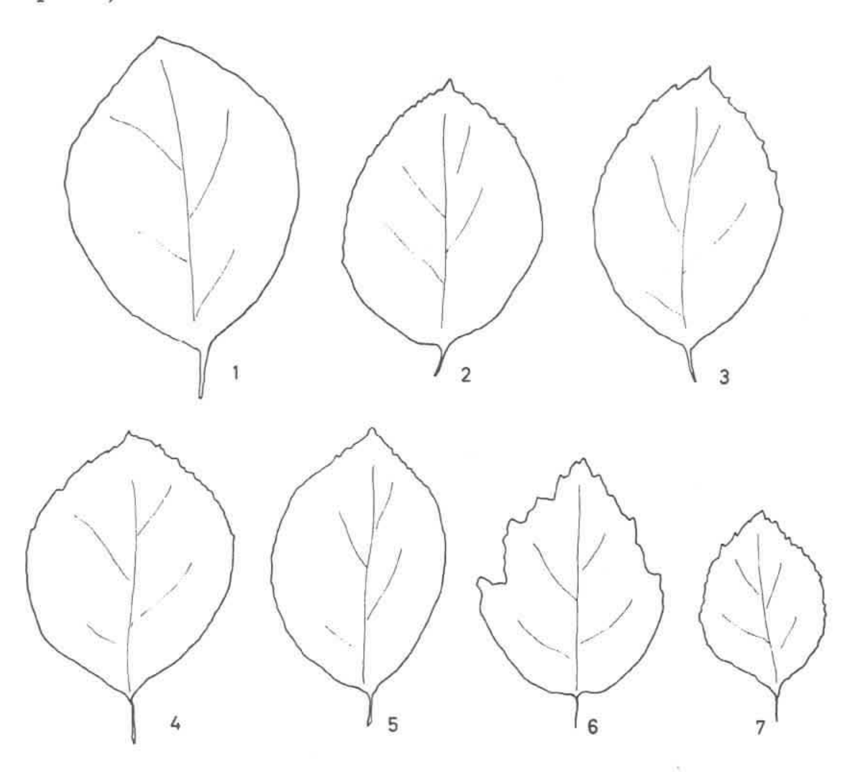


Fig. 1.

Types de feuilles chez le hêtre. Type représentatif moyen des plus grandes feuilles chez différents ensembles de sous-populations.

1. Brabant (hêtraie à *Endymion nutans*) ;
2. Moyenne Ardenne (hêtraie à *Luzula albida*) ;
3. Haute Ardenne (hêtraie à *Calamagrostis arundinacea* et *Festuca silvatica*) ;
4. Gaume-Jamoigne (hêtraie mésophile à *Asperula odorata*) ;
5. Vallées supérieures du Bassin mosan moyen - Masblette (hêtraie à *Festuca silvatica*) ;
6. Type de feuille rencontrée dans la descendance d'une sous-population originaire du Jura français;
7. Type de feuille originaire d'une hêtraie dans les Alpes françaises (Col de la Croix Haute, altitude 1 300 m).

(Echelle : moitié de la grandeur naturelle.)

Tous les carrés moyens sont significatifs à 0,001. L'existence des deux territoires écologiques atlantique et médioeuropéen seuls considérés dans cette analyse est la source de variation la plus importante. Ces deux domaines conditionnent la grandeur des feuilles adultes dans une très haute mesure. A l'intérieur de ces deux domaines, les différences entre peuplements sont réelles mais beaucoup moins importantes.

Ajoutons qu'un échantillon unique récolté au Col de Croix Hautes Alpes françaises à 1 300 m d'altitude, type de hêtre montagnard, présente de très petites feuilles.

Le tableau 3 confirme les observations de EBERMAYER (1876). Les hêtres atlantiques sont caractérisés par des grandes feuilles. Les hêtres médioeuropéens ont les feuilles plus réduites. La variabilité à l'intérieur du domaine médioeuropéen entre 300 et 600 m n'apparaît manifestement en Belgique que dans les hêtraies à fétuque des Vallées supérieures froides du bassin mosan moyen.

5. — *Caractères morphologiques des faines.*

Un petit nombre de récoltes de faines (1958) ont fait l'objet de mensurations (poids de cent graines et longueur des graines).

Le matériel mesuré ne semble pas suffisant pour déceler des rapports entre les dimensions des faines et l'environnement. Tout au plus peut-on faire observer que les faines originaires des hêtraies à Fétuque ont une tendance faible à être plus petites que les autres. Rappelons que cette tendance a été observée également pour les dimensions des feuilles.

6. — *Aspects phénotypiques des hêtraies. Conclusions.*

Ainsi donc la diversité écologique des principaux types de hêtraies en Belgique se présente sous un certain nombre de traits caractéristiques aujourd'hui relativement bien connus.

Les hêtraies atlantiques sont constituées de très grands arbres fonctionnant sur une longue période de végétation (± 170 jours), de très haute productivité, avec une bonne proportion de cimes et de branches fourchues et ayant de très grandes feuilles (39 cm^2).

Les hêtraies médioeuropéennes sont composées de populations très diverses ; elles fonctionnent sur des périodes de végétation diminuant fortement avec l'altitude (150 à 130 jours) ; elles sont constituées d'arbres de dimensions fort variables d'une population à l'autre (24 à ± 40 m à 150 ans). Leur production

Tableau 3. — *Caractérisation générale des hêtraies belges.*

Type de hêtraie	Altitude (m)	Période de végétation T° m. 10° C (jours)	Age (années)	Hauteur tot. moyenne des 5 arbres dominants et codominants	Classe de productivité WIEDEMANN	Accroissement annuel moyen approximatif en bois fort (m^3)	Surface des 5 plus grandes feuilles en 1962 (cm^2) ( ) nombre de peupl. étudiés	Longueur des faines (mm)	Structure des cimes Fréquence des arbres 1, 2 et 3 (%)
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
HaE	80	170	150	38-40	I	7,8	39,1 (18)		
HmL	435-450	138	150-170	29	III	4,3	31,2 (23)	14-14,1	5-15
HmF	400-435		150-170	33	II	6,0	25,7 (5)	13,8-14,5	8-50
HmV	500-550	130	160-170	24	IV/V	2,8	31,2		5-14
HmCL	580-600	130	160-170	24	IV/V	2,8	30,3 (3)	14,1-14,4	
HmA	365	150	100	32	I	8,8	30,6 (3)		33

varie du simple au triple (2,8 à 8,8 m^3 par année) ; ces hêtraies présentent des feuilles de surface beaucoup plus petite que celles des hêtraies atlantiques (25,7 à 31,2 cm^2). Les populations de hêtre des Vallées supérieures du Bassin Mosan moyen semblent avoir des feuilles et même des faines de dimensions plus réduites que dans les autres populations. On sait également que les hêtraies médioeuropéennes haut-montagnardes ont des feuilles beaucoup plus petites encore. La structure des cimes est très diverse et semble varier manifestement en fonction de la productivité des stations. Les hêtraies à Aspérule sur sol marneux de Jamoigne, ainsi que les hêtraies à Fétuque des vallées supérieures présentent dans l'ensemble des cimes moins fourchues que les autres.

CHAPITRE II

LA SYSTÉMATIQUE DES SOUS-POPULATIONS

ARTICLE PREMIER

Méthodologie générale

L'objet de ce chapitre est de tenter, sur la base des dispositifs en notre possession, d'approcher de manière aussi objective que possible, la diversité intraspécifique du hêtre dans le cadre d'un petit territoire (centre et sud de la Belgique) s'étalant sur environ 220 km dans le sens de la latitude, 120 km dans celui de la longitude et 600 m en altitude. Il s'agit de saisir d'une part la variabilité existant entre les sous-populations constituant un certain nombre de hêtraies connues et faisant l'objet d'un traitement sylvicole, et d'autre part la variabilité à l'intérieur de ces sous-populations.

Le modèle structural des populations que nous avons pris comme hypothèse est celui proposé par STERN (1962) en l'adaptant autant que possible au territoire belge. Ce dernier propose de répartir la variabilité couvrant l'aire de dispersion de l'espèce, sur deux niveaux :

— une composante pour la variation entre les territoires géographiques, dont la responsabilité revient aux effets de la sélection naturelle ;

— une composante résultant de différences génétiques entre les sous-populations d'une même région, composante qui serait due soit à la sélection naturelle, soit aux accidents de l'échantillonnage, soit aux deux à la fois.

Après avoir étudié la biosystématique d'un bon nombre de nos hêtraies dans le premier chapitre, il devient essentiel d'envisager deux aspects de la variabilité. On sait qu'une empreinte de caractère provient de l'effet conjugué du génotype et du milieu. Dans le cas qui nous occupe, il s'agit essentiellement de caractères quantitatifs pour lesquels on suppose une valeur génotypique

hypothétique. Le problème consiste à saisir pour les caractères individuels le niveau génétiquement conditionné et la modification de ce niveau causée par le milieu. Dans l'expression phénotypique des biotypes, quelle est l'importance relative des deux effets de l'environnement : d'une part l'influence directe et momentanée de l'environnement contemporain et d'autre part l'effet indirect et fondamental du milieu considéré sur les sous-populations en tant que matériel vivant évolutif ? En outre, il s'agit d'approcher l'étude des réactions de mêmes matériels génétiques aux effets d'environnements variés.

Nous étudions plus spécialement la thermophilie des sous-populations dans ses expressions phénologiques du débourrement, la morphologie des organes foliacés, les temps de végétation, les croissances en hauteur, la structure des axes terminaux et les formes de tiges. De plus, nous nous efforçons de mettre ces éléments de nature quantitative, en relation avec les facteurs de l'environnement.

1. — *Matériel de recherche. Les sous-populations en Belgique.*

Nos connaissances sur les provenances de hêtre belge sont restées jusqu'ici pratiquement inexistantes. L'expérience acquise dans ce domaine par notre Station de Recherches qui a opéré cependant de nombreuses récoltes commerciales de faines n'a guère livré d'indications valables. Au cours de l'inventaire des peuplements à graines en 1950-1952, l'attention a été attirée sur la question.

Il était bien acquis à cette époque que le hêtre de la Forêt de Soignes donnait de bons résultats en général lorsqu'il était semé dans les pépinières du Brabant et du bas pays. On savait que les descendances de hêtre de Soignes cultivées en Brabant présentaient d'ordinaire et dans le jeune âge tout au moins une croissance plus rapide que celles qui sont originaires des autres hêtraies belges.

Au cours de la reconnaissance des peuplements à graines (1950-1952), nous nous étions basé, entre autres, sur les proportions respectives d'arbres fourchus. Nous avions été frappé par la grande proportion de hêtraies ardennaises médiocres. D'autre part, la hêtraie de Jamoigne (Gaume) d'une cinquantaine d'hectares avait vivement retenu notre attention en raison de son aspect fort homogène et nettement au-dessus de la moyenne tant par sa classe de productivité que par la belle forme des arbres. Ces éléments d'information constituaient en quelque sorte l'inventaire des connaissances de cette époque et nous avaient néanmoins convaincu de l'existence de « provenances » diverses de hêtre sur le sol belge. Nous nous demandions en outre si la plantation en

Ardenne de hêtres originaires du Brabant (Soignes) était une pratique qu'il convenait d'appuyer sans réserve.

2. — *La récolte des faines.*

La connaissance préalable des hêtraies acquise au cours de l'inventaire des peuplements à graines a beaucoup guidé le choix des peuplements de récolte dans les présentes recherches. De plus la définition déjà avancée dès 1950, des hêtraies ardennaises sur le plan phytogéographique et phytosociologique a constitué un guide complémentaire.

a) Localisation. — Nous avons sélectionné nos hêtraies de récolte sur les principaux gradients écologiques et phytogéographiques. Elles se répartissent entre les deux domaines phytogéographiques ou écologiques atlantique et médioeuropéen. Les hêtraies atlantiques sont essentiellement représentées par la Forêt de Soignes de création artificielle, mais vraisemblablement à l'aide de semences d'origines régionale ou locale. Les hêtraies médioeuropéennes sont représentées par les massifs ardennais et gaumais. Les hêtraies ardennaises se répartissent selon deux gradients écologiques importants, le sens altitudinal et le sens atlanticité-continentalité. Les secteurs écologiques (grands terroirs) qui ont été définis par les principaux traits géomorphologiques ont été reconnus au nombre de six : Ardenne atlantique, Ardenne occidentale, Ardenne centro-orientale, Ardenne méridionale, Haute Ardenne et Vallées supérieures du bassin moyen mosan. Ces secteurs écologiques hébergent chacun une mosaïque particulière de types phytosociologiques de hêtraies dont on trouvera les éléments dans le tableau 4 (voir carte *in fine*).

Le nombre total de sous-populations ayant fait l'objet de nos recherches s'élève ainsi à une trentaine.

b) Récolte. — La récolte des faines a été effectuée à l'occasion de bonnes années à graines de 1953, 1956 et 1958. Au cours de chacune de ces années, il a été procédé à des récoltes représentant des échantillons de sous-populations et des échantillons d'arbres individuels (le plus souvent arbres « plus »).

Les échantillons de sous-populations comportent une dizaine d'arbres fructifères pratiquement contigus pris à l'intérieur de peuplements de hêtre étendus et écologiquement homogènes, âgés de plus de 120 ans, dans lesquels on peut supposer que les conditions de fécondation sont normales voire optimales (grand nombre de pollinisateurs distribués plus ou moins au hasard, en l'absence de mécanismes écologiques apparents d'isolement génétique).

Tableau 4. — *Tableau général*

Nº d'ordre	Nº famille et population	Date de récolte	Commune	Lieu-dit	Forêt
1	Mirwart 2110/345	Automne 1953 (semé 1953)	Mirwart	Hazeilles	Bois de Smuid
2	Haut-Fays 2117/1.2.3.	id.	Haut-Fays	Beau Mousseau	Bois de Beau Mousseau
3	Redu 2114/4 fam. nº 7	id.	Redu	Belles Tailles	Bois de Redu
	Redu 2114/1.2.3.5. fam. nºs 1.4.6.10.	id.	Redu	Belles Tailles	Bois de Redu
4	Losheimergraben 2112/1.2.3.	id.	Holzheim	—	Forêt domaniale de Losheimergraben
5	Menuchenet 2115/1.5.	id.	Curfox Sensenruth	Menuchenet	Bois de Menuchenet
6	Grandcourt 2116/1.3.4.	id.	Ruette	—	—
7	Jamoigne 2113/4.5.	id.	Jamoigne	Le Charmois des Hayons	Bois de Fays Lemoyen
	2113/1.2.3.	id.	id.	id.	id.
8	Rienne 2140/2	id.	Rienne	—	Bois de Rienne
9	Soignes : fam. 2111/3	id.	Diverses	—	Forêt domaniale de Soignes
	2111/6				
	2111/8.9				
	2111/1				
	2111/7				
	2111/5				
	2111/4				
	2111/2				
	2102 : popul.	id.	id.	id.	id.

des hêtraies de récolte.

Altitude (m)	Territoire écologique Secteur et sous-secteur	Type de hêtraie	Dispositif
400	S. de l'Ardenne centro-orient. s/s. principal	Hêtraie à Luzule et Fetuque (HmLF)	Florennes
400	S. de l'Ardenne occidentale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.
400	S. de l'Ardenne centro-orient. s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.
400	id.	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.
580-600	S. de la Haute Ardenne s/s. principal	Hêt. à *Calamagrostis* et Luzule (HmCL)	id.
400	S. de l'Ardenne occidentale	Hêtraie à Luzule et Myrtille (HmLV)	id.
350	S. Lorrain s/s. froid	Hêtraie calcaire à Asperule (HmA)	id.
365	S. Lorrain s/s. principal	Hêtraie mésophile à Asperule et *Carex* sp. (HmAC)	id.
365	id.	id.	id.
410	S. de l'Ardenne occidentale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.
60-80	S. du Brabant s/s. principal	Hêtraie-chênaie atlantique à *Endymion* (HaE)	id.
id.	id.		id.

Tableau 4. — *Tableau général*

Nº d'ordre	Nº famille et population	Date de récolte	Commune	Lieu-dit	Forêt
10	pop. 5622	Automne 1956 (semé 1956)	Boitsfort	Bezemhock	Forêt domaniale de Soignes
11	pop. 5623	id.	Auderghem	Welleriekende	id.
12	pop. 5618	id.	Diverses	—	id.
13	5671/1 (2 fam.)	id.	Rendsburg (Holstein All. occ.)	Forêt de Rendsburg comp. nº 32 Wittenzee	Forêt de Rendsburg comp. nº 32
14	5671/2 (2 fam.)	id.	Eutin (Schl-Holts All. occ.)	Malente, Dieksee -Gehege Kammer (bord de mer)	Forêt de Eutin comp. 157C Kammer 71C
15	5671/3 fam. P. 5	id.	Dudelsheim, Haingründaw (Hesse All. oc.)	Grosser Hasenkopf	Forêt de Dudelsheim
16	5671/4 fam. P. 6	id.	Bramwald	Glashütte, Hünenburg	Forêt de Bramwald comp. nº 106
17	pop. 5670	id.	Rossignol	—	Forêt de la Croisette de Rossignol
18	pop. 5669	id.	Rienne	—	Gros Bois de Rienne
19	pop. 5610	id.	Curfon-Sensenruth	Menuchenet	Menuchenet
20	id.	id.	id.	id.	id.
21	fam. 5626/P. 5	id.	Boitsfort	Enfants Noyés	Forêt de Soignes
22	pop. 5625/26	id.	—	—	Forêt de Soignes
23	pop. 5620/21	id.	Grandcourt	Ruette	
24	fam. nº 5837 P. 1.2.4.12.14.21. 22.25.26.28.29. 30.58	Automne 1958 (semé 1958)	Diverses	Divers	Forêt domaniale de Soignes Bois de la Cambre

des hêtraies de récolte (suite).

Altitude (m)	Territoire écologique Secteur et sous-secteur	Type de hêtraie	Dispositif
60-80	S. du Brabant s/s. principal	Hêtraie-chênaie atlantique à *Endymion* (HaE)	Saint-Hubert Altitude 515 m
id.	id.	id.	id.
id.	id.	id.	id.
20	—	Hêtraie à *Oxalis, Carex*	id.
25-40	—	Hêtraie-chênaie	id.
170	—	Hêtraie	
260-360	—	Hêtraie-chênaie à *Oxalis*	id.
385	S. Ardenne méridionale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.
410	S. Ardenne occidentale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.
400	S. de l'Ardenne occidentale s/s. principal	Hêtraie à Luzule et Myrtille (HmLV)	id.
id.	id.	id.	id.
60-80	S. du Brabant s/s. principal	Hêtraie-chênaie atlantique à *Endymion* (HaE)	id.
60-80	id.	id.	id.
350	S. Lorrain	Hêtraie mésophile à Asperule (HmA)	id.
60-80	S. du Brabant s/s. principal	Hêtraie-chênaie atlantique à *Endymion* (HaE)	Groenendaal Florennes Elsenborn

Tableau 4. — *Tableau général*

Nº d'ordre	Nº famille et population	Date de récolte	Commune	Lieu-dit	Forêt
25	fam. nº 5838/P. 41	Automne 1958 (semé 1958)	Redu	Bezon	Forêt communale de Redu
26	fam. nº 5839/P. 42	id.	Gembes	Belhez Ouest de l'Almache O. Ruis. de Gembes	Forêt communale de Gembes Bois à Bari-Belhez
27	fam. nº 5840/P. 45	id.	Resteigne	Les Hougoulles	Forêt communale de Resteigne Bois Bestin
	fam. nº 5840/P. 46	id.	Resteigne	id.	id.
28	fam. nº 5840/P. 47	id.	Resteigne	id.	id.
29	fam. nº 5843/P. 9 et 5843/P. 10	id.	Rossignol	Le Bruly	Forêt communale de Termes
30	pop. nº 5848	id.	Nassogne	Cinq chênes	Forêt de St-Michel
31	pop. nº 5849	id.	Nassogne	Tête de Dragon	Forêt domaniale de St-Michel
32	pop. nº 5850	id.	Nassogne	Noirbin	id.
33	pop. nº 5851	id.	Nassogne	Hêtre au corbeau	id.
34	fam. nº 5856/7	id.	Elsenborn	Rohrbusch Butgenbach-Weywertz	Forêt domaniale d'Elsenborn
35	fam. nº 5856/8	id.	Rocherath	Krimheld Wihdenberg D. 208	Forêt domaniale d'Elsenborn
36	fam. nº 5856/9	id.	Dolhain Porfays	District 10	Forêt domaniale d'Hertogerwald
37	pop. nº 5852	id.	Jamoigne	Les Charmois	Forêt communale de Jamoign
	fam. nº 5845/P. 61 5845/P. 62 5845/P. 63 5845/P. 69	id.	id.	Les Hoyons Derrière les Charmois	id.

des hêtraies de récolte (suite).

Altitude (m)	Territoire écologique Secteur et sous-secteur	Type de hêtraie	Dispositif	Arbres mères Haut. (m)	Diam. (cm)
370	S. de l'Ardenne atlantique s/s. principal	Hêtraie à Luzule et Myrtille (HmLV)	Groenendaal-Florennes-Elsenborn	31	124
416	S. de l'Ardenne occidentale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.	29	143
395	S. Ardenne centro-orientale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.	36	217
385	id.	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.	34	176
345	S. des Vallées supérieures des affluents mosans s/s. froid	Hêtraie à Fétuque (HmF)	id.	35	—
± 380	S. de l'Ardenne méridionale s/s. principal	Hêtraie à Luzule (HmL)	id.	33 35	156
350	S. de l'Ardenne atlantique s/s. principal	Hêtraie à Fétuque et Luzule (HmFL)	id.	—	
400	S. des Vallées supérieures des affluents mosans s/s. froid	Hêtraie à Fétuque (HmF)	id.	34	
400	id.	Hêtraie à Fétuque (HmF)	id.		
420	id.	Hêtraie à Fétuque (HmF)	id.		
570-625	S. Haute Ardenne s/s. principal	Hêtraie à Luzule, Myrtille (*Calamagrostis ?*) (HmV)	id.	22	
620	id.	Hêtraie à *Calamagrostis*, Luzule (HmCL)	id.	22	
550	id.	Hêtraie à Luzule (et *Calamagrostis ?*)	id.		
365	S. Lorrain s/s. principal	Hêtraie mésophile à Asperule et *Carex* (HmAC)	id.	30	
id.	id.	id.	id.	32 32 33 32	178 146 167 168

Quant aux récoltes sur arbres individuels, elles ont été, en 1958, assurées par M. Gathy, P. et limitées à un certain nombre d'arbres « plus » choisis dans les peuplements à graines.

A l'exception des secteurs des Vallées supérieures et de l'Ardenne atlantique, tous les secteurs sont représentés dans deux ou trois années de fructification, et dans deux à cinq dispositifs expérimentaux. Des sous-populations particulières telles que Forêt de Soignes, Jamoigne, Rienne, Redu, Curfooz-Sensenruth, Rossignol reviennent aussi un assez grand nombre de fois.

3. — *Les dispositifs expérimentaux.*

Le matériel expérimental se répartit actuellement sur cinq dispositifs situés dans les grands territoires écologiques.

Trois dispositifs (1953-1956, sous-populations et familles ; 1958-1963/64, familles ; 1958-1963/64, sous-populations), sont installés dans le domaine atlantique (Florennes). Deux autres (1956-1962, familles et sous-populations) se trouvent dans le secteur de la Haute Ardenne (Saint-Hubert et Elsenborn).

Cette répartition a été étudiée de manière à pouvoir déceler à l'avenir les réactions de matériels génétiques identiques ou très voisins à l'effet d'environnements très différents. Elle devrait permettre de faire une analyse des interactions entre les génotypes et deux grands types d'habitat, de manière à obtenir une première vue relativement objective sur le résultat des translocations de sous-populations.

1° Dispositif Florennes-(1953-1956), n° 104 433.

Territoire écologique : domaine atlantique, secteur Sambro-condrusien, sous-secteur principal.

Végétation : chênaie atlantique à *Endymion nutans.*

Sol : sol brun lessivé limoneux à pseudogley.

Altitude : 260 m.

Couvert végétal : gaulis de bouleau verruqueux issu de semis naturels après coupe à blanc de chênaie.

Dispositif : sous-populations et familles half-sib non répétées, disposées au hasard avec bande périphérique d'isolement. (2 lignes)-surface rectangulaire 101 × 67 m.

Plantation : 1 × 1 m plants S1 R2, automne 1956.

2° Dispositif Florennes(-Groenendaal) (1958-1963/64)-Familles (half-sib), n° 104 435 a.

Forêt domaniale de Florennes.

Territoire écologique : domaine atlantique, secteur Sambro-condrusien, sous-secteur principal.

Végétation : chênaie atlantique à *Endymion nutans.*

Sol : sol brun lessivé limoneux à pseudogley.

Altitude : 280-290 m.

Couvert végétal : gaulis de bouleau verruqueux issu de semis naturels après coupe à blanc de chênaie.

Dispositif : quatre blocs randomisés de ± 80 × 40 m, contenant dix-neuf parcelles carrées de 10 × 10 m, disposées au hasard, contenant de soixante à cent plants. Bande d'isolement de trois lignes de hêtre.

Matériel : dix-neuf familles half-sib, plants de 5 ans (S1 R4).

Plantation : 1 × 1 m, hiver 1963-1964.

3° **Dispositif Florennes(-Groenendaal) (1958-1963/64) sous-populations, n° 104 435 b.**

Conditions écologiques : idem n° 2 -Florennes, familles half-sib.

Dispositif : quatre blocs randomisés de 85 × 59 m, contenant douze parcelles carrées de 8 × 8 m disposées au hasard, contenant soixante plants. Bandes d'isolement de trois lignes de hêtre.

Matériel : douze sous-populations, plants de 5 ans (S1 R4).

Plantation : 1 × 1 m, hiver 1963-1964.

4° **Dispositif Saint-Hubert (1956-1962 printemps), n° 104 434.**

Forêt domaniale de Vesqueville.

Territoire écologique : domaine médioeuropéen, secteur de la Haute Ardenne, sous-secteur principal.

Végétation : hêtraie à *Luzula albida.*

Sol : sol brun acide.

Altitude : 515 m.

Couvert végétal : ouverture récente dans futaie de hêtre de ± 150 ans.

Dispositif : bloc unique rectangulaire (100 × 36 m) de parcelles de superficies diverses, non répétées, disposées au hasard.

Matériel : dix-sept familles half-sib et sous-populations, plants de 5 ans (S1 R4).

Plantation : 1 × 1 m, printemps 1962.

5° **Dispositif (Florennes-)Elsenborn (1958-1963/64), n° 104 435 c.**

Forêt Domaniale d'Elsenborn.

Territoire écologique : domaine médioeuropéen, secteur de la Haute Ardenne, sous-secteur principal.

Végétation : lande à *Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis idaea, Sphagnum* sp., *Polytrichum commune, Salix cinerea.* (*Calluneto-vaccinietum vitis idaeae*) dérivée de Hêtraie à *Calamagrostis arundinacea* et *Luzula albida.*

Sol : sol brun acide à pseudogley.

Altitude : 610 m.

Couvert végétal : lande à *Vaccinium myrtillus* et *Betula* sp. Contiguë à hêtraie de ± 150 ans.

Dispositif : quatre blocs randomisés de 85 × 59 m, contenant douxe parcelles carrées de 8 × 8 m, disposées au hasard, contenant quarante à soixante-quatre plants. Bande d'isolement de trois lignes de hêtre.

Matériel : douze sous-populations, plants de 5 ans (S1 R4).

Plantation : 1 × 1 m, hiver 1963-1964.

ARTICLE II

Aspects phénologiques - Débourrement printanier

Dès le début des études sur les provenances d'espèces ligneuses, le débourrement printanier a attiré l'attention des observateurs. Il n'est guère de comptes rendus de recherches qui ne consacrent pas un chapitre à cet aspect particulier du comportement des descendances. C'est qu'il s'agit d'une propriété importante que l'on met directement en relation avec le risque des gelées tardives dans les reboisements artificiels.

Néanmoins, il règne encore beaucoup d'obscurité dans l'interprétation des facteurs qui induisent la dormance hivernale et ceux qui commandent le réveil printanier. Nous réunirons ici un certain nombre de faits recueillis et émis sur cette question par divers chercheurs qui se sont préoccupés plus particulièrement de ces phénomènes.

A. — GENERALITES

1. — *Les stations écologiques.*

Le débourrement des hêtraies a fait l'objet de multiples observations depuis longtemps. En 1911, ENGLER, A. en Suisse, a déjà examiné avec précision ce phénomène et a reconnu les différences de précocité des stations de hêtres suivant l'altitude et l'exposition. Plus récemment, BAUMGARTNER, A., KLEINLEIN, G. et WALDMANN, G. ont repris cette même question avec beaucoup d'attention, en cartographiant les isophènes dans un territoire bavarois bien choisi, de 30 km², comprenant des stations allant de 622 à 1 288 m. Ils ont de la sorte dégagé la marche du débourrement en relation avec l'écoclimat. Le débourrement est parallèle à la disparition de la neige, il devient plus tardif avec l'altitude, sur les versants exposés à l'est dans les vallons peu ensoleillés, dans les trous à gelée. Dans certaines stations spécialisées, le débourrement est particulier. Il est le plus précoce sur les versants sud et sud-est. Connaissant les dates respectives du débourrement et de la chute des feuilles, il a calculé les périodes de végétation des hêtraies, celles-ci diminuent en moyenne de sept jours pour une élévation de 100 m (quatre jours pour *Acer pseudoplatanus*).

2. — *Les hêtraies.*

Le processus du débourrement à l'intérieur d'un peuplement a été observé par divers auteurs et de nombreux forestiers avec curiosité. ENGLER, A. (1911) a bien reconnu l'ordre de débour-

rement parmi les arbres de futaies. Dans les futaies d'âges multiples, les recrûs naturels sont plus précoces que les vieux arbres, mais une régénération exposée en pleine lumière depuis plusieurs années débourre plus tardivement qu'un rajeunissement demeuré sous le couvert. ENGLER, A. a étudié ce phénomène par la voie expérimentale en procédant à des transplantations. Les jeunes hêtres ayant poussé sous le couvert ont été mis en pépinière, en comparaison avec des hêtres développés en pleine lumière. Les premiers débourrent plus tôt que les seconds. L'écart est d'abord très manifeste au début de l'essai, puis il s'atténue au cours des années qui suivent, tout en persistant jusqu'à environ sept années. La taille des bourgeons de lumière est très différente de celles des bourgeons d'ombre. Le perspicace observateur a déjà tenté d'expliquer certaines particularités du débourrement en cherchant à les corréler avec l'écoclimat. Dans une plantation jeune à découvert, les températures minima nocturnes printanières sont plus faibles que sous le couvert d'une vieille hêtraie, ce qui est de nature à retarder la feuillaison.

En 1952, LEIBUNDGUT, H. et KUNZ, R. ont repris la question. Ils ont montré une bonne stabilité relative de l'ordre du débourrement parmi les individus composant un peuplement. Ils ont pu observer une corrélation très nette entre l'ordre du débourrement entre les individus et les classes sociales. La majorité des arbres dominants sont plus tardifs que les dominés.

BAUMGARTNER, A. et collaborateurs (1956), ont également fait des constatations du même genre. Ils ont montré que les classes sociales d'arbres présentaient un ordre moyen de débourrement particulier. Les éléments dominés se feuillent avant les individus dominants du même peuplement. L'ordre du débourrement progresse du sol vers les cimes, ce que les écologistes n'hésitent pas à mettre en relation avec la progression du réchauffement moyen printanier de l'habitat, qui procède des couches d'air proches du sol vers les horizons occupés par les hautes cimes. Ils en trouvent une indication très significative en observant des perches accidentellement courbées ayant la tête près du sol et chez lesquelles, l'ordre du débourrement progresse de la tête vers le point de courbure situé dans les couches d'air plus élevées. Cet ordre de feuillaison de bas en haut dans l'étage du rayonnement de l'habitat est général dans les forêts caducifoliées tempérées (strate herbacée, strate arbustive, strate arborescente).

Il faut également ajouter que sur un même individu, les bourgeons ne se forment pas en été sous les mêmes conditions lumineuses. Les bourgeons de la haute cime sont plus éclairés que ceux de la basse cime et du sous-bois. La précocité du débourrement des bourgeons bas est également à mettre en relation avec cet état de fait. Rappelons aussi qu'il a été souvent mis

en évidence que, dans un peuplement, l'ordre de débourrement printanier entre les individus reste constant d'une année à l'autre. La précocité est un caractère individuel.

3. — *Le débourrement sur l'individu.*

Déjà ENGLER, A. (1911) a observé que sur un même individu, la marche du débourrement printanier s'opère dans l'ordre : gourmands sur le bas du tronc, branches basses, cimes. Ce processus est bien connu. L'ordre de feuillaison des rameaux est le même que celui qui s'observe entre les classes sociales : recrûs ombragés près du sol, sujets dominés, sujets dominants.

D'autre part, divers auteurs (notamment RAUNKIAER, 1918) ont montré que le caractère de précocité du débourrement était héréditaire. Après pollinisation libre, les descendances d'arbres hâtifs sont en moyenne plus précoces que celles d'arbres tardifs. En 1959, SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M. a apporté une importante contribution à l'interprétation des phénomènes sous rubrique. Il a étudié le débourrement conjointement avec la marcescence, en se servant de la technique du greffage ; en travaillant sur des clones, il peut éliminer la variabilité interindividuelle et même la variabilité des âges de méristème d'un seul individu. Le chercheur danois a repris certaines expériences de RAUNKIAER et a confirmé la stabilité dans le temps de la précocité du débourrement. Mais l'expérience la plus importante qu'il a réalisée est celle dans laquelle il a montré que sur un même individu l'âge des méristèmes entraîne des propriétés physiologiques particulières. Les matériels à méristème juvénile se mettent plus tard en feuilles que ceux constitués par du méristème âgé. Un hêtre se met en feuilles plus tard au stade juvénile qu'au stade de maturité ou de sénilité. Ce phénomène de vieillissement des méristèmes est assez général chez de nombreuses espèces ligneuses.

C'est surtout le caractère de marcescence qui a retenu l'attention de SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M. Les matériels juvéniles débourrent plus tard et ont une plus forte tendance à la marcescence, que les matériels âgés d'un même clone. Le jeune hêtre est d'abord marcescent et à l'âge adulte devient vraiment à feuilles caduques. Sur un même individu, le méristème cambial vieillit très peu en comparaison du méristème apical. C'est ce qui explique que les rameaux épicormiques au bas des troncs de hêtre se mettent en feuilles précocement et restent marcescents. La portion basale d'un ligneux contient des méristèmes juvéniles capables de produire des pousses nouvelles après ablation de la cime.

Cet auteur a montré également que l'intensité de l'éclairement influençait aussi la précocité de la chute des feuilles comme celle du débourrement. A méristèmes d'âge égal, les rameaux peu éclairés débourrent et jettent leurs feuilles plus tôt que les rameaux fortement éclairés.

4. — *La dormance et le débourrement.*

Depuis quelques années, les physiologistes apportent des contributions fondamentales à l'interprétation des phénomènes de la dormance. Ils travaillent d'une part en chambres conditionnées en isolant les facteurs écologiques et d'autre part utilisent des méthodes biochimiques.

En 1949, WAREING, P. F. a résumé divers travaux, notamment ceux de MOSHKOV, B. S. (1932) et de KRAMER, P. J. (1936) dégageant l'importance de la photopériode au moment de l'arrêt estival de la croissance. Les jours courts hâtent l'entrée en dormance, et de nombreuses espèces ligneuses obéissent à cette règle. WAREING classe les espèces végétales de nos régions suivant les dates d'entrée en dormance. Le hêtre se trouve dans le groupe tardif. En outre, les jours longs favorisent l'émission de pousses d'août. La chute des feuilles est ainsi influencée par la photopériode. D'autre part, l'éclairement et les jours longs hâtent la levée hivernale et la dormance.

C'est bien ce qu'a montré LEIBUNDGUT, H. (1954) en soumettant à des jours longs (dix-huit heures) et des jours normaux, des jeunes hêtres d'ombre et de lumière récoltés en forêt le 9 mars 1950. Le 23 mars, dans des conditions thermiques favorables, les hêtres soumis aux jours longs débourrent plus rapidement que les autres. Pour les plantes ayant passé l'hiver à l'extérieur et ayant subi l'action du froid, la dormance est levée le plus souvent à la fin janvier, mais le débourrement ne se produit qu'en avril. A cette époque, la longueur des jours ne paraît plus avoir d'influence sur la précocité de la mise en feuilles et c'est la hausse thermique printanière qui déclenche le processus.

WAREING, P. F. (1949) attire l'attention sur le fait qu'en réalité, il n'y a pas dans la nature que la latitude qui détermine la longueur de la photopériode. Au printemps, l'altitude intervient indirectement par le fait que la hausse thermique printanière est tardive en haute altitude, qu'elle déclenche la feuillaison plus tard qu'en plaine. A trente jours d'écart dans la feuillaison printanière correspond une différence de deux heures dans la longueur de la photopériode. C'est ainsi que des populations d'altitude pourraient manifester des réponses à la photopériode différentes de celles que donnent les populations de la plaine à même latitude.

Les travaux importants de Lavarenne-Allary, S. (1965) sont venu apporter de nouveaux éléments d'information concernant ce problème. Pour ce qui est du hêtre, cet auteur reproduit et confirme tout d'abord les recherches de Wareing, P. F. relatives à l'influence de la photopériode sur la levée de la dormance. Il observe les différences entre les dates de feuillaison dans la nature, selon l'altitude et l'exposition. La dormance hivernale a besoin de froid pour être levée. Elle semble se superposer à la rythmicité fondamentale de la croissance estivale dont la nature est peut être différente.

Sur le chêne, la dormance est d'abord endonome au début de l'hiver et il faut un traitement chimique pour provoquer le développement. Ce type de dormance disparaît progressivement de novembre à février et passe graduellement à la dormance aitionome (des températures élevées suffisent à induire la croissance). Une évolution progressive conduit vers la dilution totale du type endonome qui a lieu un mois avant l'éclosion naturelle des bourgeons. L'auteur se demande si, en février, un changement qualitatif interne ne rend pas possibles les influences des températures élevées. Il s'agit peut-être de substances de croissance.

D'autre part l'entrée en dormance est progressive comme la sortie ; elle est tardive ; en septembre et en octobre, l'inertie est plus faible qu'en novembre.

L'auteur aborde ensuite le problème des dates de débourrement des bourgeons. Il montre l'existence d'un rythme fondamental dans les bourgeons en croissance, qui se traduit par des vitesses d'allongement plus ou moins grandes, voire par un arrêt complet suivi de reprises d'activité, donc par des dormances successives caractérisées. Mais il constate une absence de synchronisme de ces rythmes. Il émet alors l'hypothèse que, dans la nature, les saisons pourraient être le facteur de synchronisation particulièrement bien marquée en régions tempérées. Or cette synchronisation n'est pas parfaite même sous nos climats puisque les éclosions de bourgeons par exemple s'échelonnent sur de nombreuses semaines. Si l'on excepte le besoin de jours longs, les bourgeons de toutes les espèces sont aptes au développement dès la fin février. En laboratoire, le temps de latence entre la mise à température élevée et le gonflement est minimum et constant (huit à dix jours). La cause est dès lors à rechercher dans une sensibilité différente des méristèmes apicaux des diverses espèces aux températures printanières.

Placés en chambre noire, les bourgeons de différentes espèces s'épanouissent à des niveaux thermiques différents. Il en est qui sont plus thermophiles que d'autres. Il y a donc des besoins différentiels de chaleur. L'auteur constate que s'ouvre ainsi un nouveau chapitre qui doit faire l'objet de nouvelles recherches.

Il convient d'évoquer les travaux importants de HOLZER, K. (1963) qui étudie en ce moment des populations autrichiennes de *Picea abies* KARST, échelonnées dans les alpes styriennes de 500 à 1 900 m d'altitude. Il étudie les populations en station et leurs descendances en pépinière ou en chambre de culture, sous le rapport du débourrement, de la croissance, de la cessation de croissance et autres aspects. Il arrive à la conclusion que les populations de haute altitude sont adaptées à des jours plus longs que les populations de basse altitude.

Dans tous ses résultats, apparaît le rôle fondamental de la photopériode à travers les principaux aspects liés à la croissance juvénile.

5. — *Le débourrement dans quelques dispositifs expérimentaux en Europe.*

Dans les diverses expériences qui ont été conduites jusqu'ici sur les provenances de hêtres (BURGER, H., 1948 ; MÜNCH, E., 1949 ; KRAHL-URBAN, J., 1958 ; HOFFMANN, J., 1962), les différences entre les dates du débourrement et de la chute automnale des feuilles ont été régulièrement observées entre les sous-populations. On s'est rapidement rendu compte que l'ordre de la feuillaison ne subissait pratiquement aucune modification d'une année à une autre en dépit des variations climatologiques.

Les recherches de BURGER, H. apportent un certain nombre d'éléments, mais point beaucoup de clarté à ce propos. Il constate que des descendances de hêtres de basse altitude et d'origine méridionale se feuillent en général plus tôt que celles des régions élevées ou des pays nordiques. Mais les dispositifs expérimentaux révèlent de nombreuses exceptions difficiles à expliquer. Les provenances du Haut Jura (1 140 m) et de Genttal (1 500 m) sont très hâtives. Dans le dispositif de Oberweningen (600 m), des observations répétées montrent que les provenances originaires de hautes altitudes débourrent plus tôt que celles de basse altitude.

Dans le dispositif expérimental de MÜNCH, E., le débourrement printanier s'opère à des dates diverses selon les provenances. Les sous-populations de Bohême (frontière silésienne), de la Saxe (300 et 600 m), de Hesse-Nassau et de Siehlwald (Zürich) débourrent avant celles de l'Albe souabe (900 m) du Spessart (400 m) et de la plaine rhénane (Poméranie, 120 m).

Il est difficile de dégager une corrélation entre la précocité du débourrement et l'écologie des lieux des provenances. L'auteur a constaté que l'ordre des débourrements printaniers reste stable jusqu'à l'âge de 20 ans environ.

Les provenances tardives ont un avantage sur les sous-populations hâtives, parce qu'elles échappent régulièrement aux gelées printanières.

De son côté, KRAHL-URBAN, J. a constaté dans ses essais récents (1958) que des provenances diverses issues d'un même territoire écologique se comportaient de manière assez semblable. La relation entre l'altitude de la station naturelle d'origine d'une sous-population et la date de débourrement dans le dispositif expérimental n'est pas toujours très nette. Dans les tests de comparaison, on remarque, en moyenne, une tendance générale selon laquelle les sous-populations de haute altitude débourrent au printemps plus tôt que les autres (en dispositif expérimental à basse altitude).

Il semblerait donc qu'il existe des arguments en faveur d'une sélection de sous-populations par des facteurs thermiques. Des sous-populations haut-montagnardes seraient activées physiologiquement par des seuils thermiques printaniers plus bas que les sous-populations planitaires. Cultlivées en plaine, les premières débourreraient plus vite que les dernières au moment de la hausse thermique printanière. L'ordre de débourrement serait inversé ! C'est également ce à quoi nous conduisent nos observations sur le débourrement dans nos divers dispositifs expérimentaux comprenant trois années de fainées différentes.

L'épicéa commun est une espèce qui a fait l'objet d'observations suivies dans les essais déjà nombreux. Là non plus, les résultats sont incapables d'apporter une réponse d'ensemble non équivoque.

BOUVAREL, P. (1961) observe dans ses dispositifs de basse altitude, un ordre de débourrement : Vosges, Jura, Alpes, soit une tardivité croissant avec l'altitude. Mais la dispersion à l'intérieur des trois régions est très grande. Il en conclut que la variation de la précocité suivant les provenances dépend probablement de variations très localisées du climat, en particulier l'allure de la remontée thermique printanière. En montagne, la sélection agirait sur les individus débourrant les premiers, à un seuil de température relativement faible.

Les résultats de HOLZER, K. (1963) travaillant sur des populations dispersées sur un gradient altitudinal (500 à 1 900 m) dans une région bien circonscrite, sont incontestablement plus homogènes. A haute altitude, le débourrement n'est pas seulement déterminé par la hausse thermique printanière, mais il est également conditionné génétiquement. Cette action génétique est particulièrement nette dans les dispositifs de pépinière. L'auteur confirme les conclusions de ROHMEDER, E. (1948). Le débourrement des descendances se produit dans un ordre conforme à celui des arbres-parents. HOLZER, K. déclare sans ambiguïté que les

provenances de haute altitude cultivées en plaine ne débourrent pas avant celles de basses altitudes. Tout au plus peut-il supposer une certaine influence du régime thermique vers le centre du gradient altitudinal. Il admet plutôt que le débourrement en général est influencé par la photopériode, de telle sorte que les sous-populations de haute altitude débourrant tard en raison de la hausse thermique tardive de l'habitat, répondent surtout à l'action des jours longs.

Les résultats observés sur les essais relatifs aux provenances d'épicéa (LANGLET, O., 1960 ; GATHY, P., 1960 ; NANSON, A., 1964) ne semblent pas non plus s'expliquer entièrement par le seul facteur de la photopériode.

Ajoutons enfin que nos essais sur *Acer pseudoplatanus* L. montrent de manière particulièrement nette, que installées dans un dispositif en plaine, les sous-populations débourrent dans un ordre strictement conforme à celui observé dans les peuplements parentaux.

Les provenances de haute altitude cultivées en plaine débourrent plus tard que les provenances de basse altitude et approximativement aux mêmes dates que les peuplements parentaux en station d'origine. L'érable sycomore aurait un comportement voisin de celui de l'épicéa commun précisé par HOLZER, K.

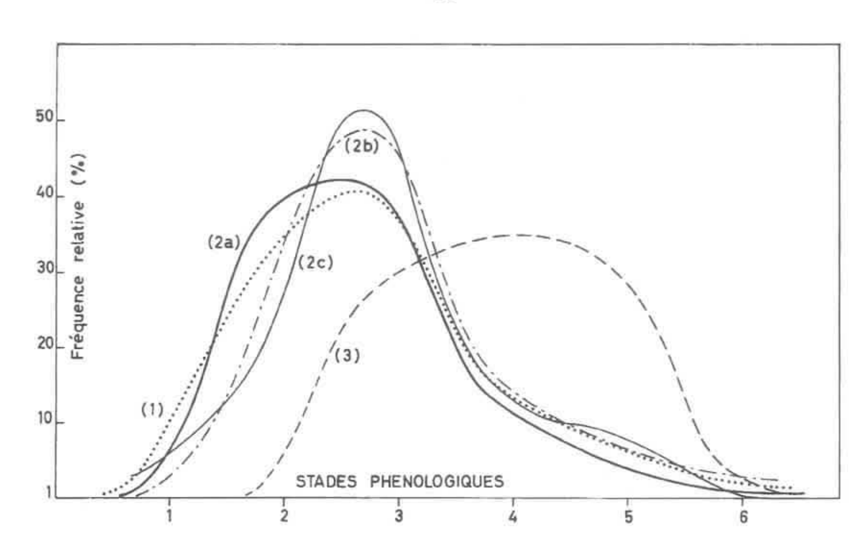
6. — *Conclusions.*

Il semble que l'on doive attendre des recherches beaucoup plus fondamentales, surtout de la part des physiologistes, pour interpréter correctement le processus du débourrement, notamment les mécanismes, l'héridité, les facteurs écologiques et les interactions avec les milieux de culture. Il apparaît que la photopériode, de même que le seuil thermique printanier d'activation des méristèmes interviennent successivement et ou conjointement de manière plus ou moins prépondérante. Les diverses espèces paraissent apporter à ces actions des réponses particulières qu'il importera de préciser à l'avenir.

En ce qui concerne le hêtre, il apparaît à travers nos recherches, que c'est plutôt pour l'hypothèse de l'action prépondérante du thermisme printanier et des sensibilités différentielles des méristèmes apicaux qu'il conviendrait d'opter.

Celle-ci se manifesterait à une date où la photopériode a déjà fait son effet sur le mécanisme de la levée de dormance. C'est la raison pour laquelle nous parlerons de la « thermophilie de débourrement du hêtre ».

Dans un dispositif expérimental, les sous-populations débourrant précocement seront nommées « microthermes », les tardives seront appelées « macrothermes ».



(1) .... Sous-population du Brabant (Forêt de Soignes).

(2a) ———— (2b) —·—·—·— (2c) ———— } (2a, 2b, 2c) Famille half-sib ou sous-population de Moyenne Ardenne.

(3) — — — — — Sous-population de Gaume (Jamoigne).

Fig.2.

Débourrement printanier du hêtre - Courbes de fréquence des stades phénologiques. (Dispositif Florennes-Groenendaal 1958-1963/64).

B. — LE DEBOURREMENT PRINTANIER DANS NOS RECHERCHES

1. — *Méthodologie de la taxation.* *Stades de débourrement et distribution de fréquences.*

La méthode de taxation du débourrement est celle qui est adoptée par la plupart des auteurs. Elle comporte l'établissement d'une courbe de fréquences dont l'axe des abscisses comprend un certain nombre de stades phénologiques estimés au niveau du verticille supérieur de rameaux.

En principe, on a utilisé cinq stades (classes) dont les points médians sont les suivants :

1. bourgeons dormants bruns ;

2. bourgeons gonflés, blanchissants, s'allongeants ;
3. bourgeons très allongés jusqu'à plusieurs centimètres et laissant apercevoir des extrémités ou bords de limbe verts ;
4. axes allongés porteurs de feuilles encore plissées ou pliées, très velues ;
5. axes très allongés porteurs de feuilles totalement déployées vert pâle, encore fragiles, bordées de cils soyeux. Chute des écailles non terminées.

Le plus grand nombre de nos cotations ont été effectuées sur cette base. Néanmoins en 1963 (exp. Florennes 1958-1963/64), nous avons tenté de perfectionner la méthode dans le but d'accroître sa précision. La validité de la cotation dépend essentiellement de la manière dont les classes sont établies. Il s'agit d'une variabilité continue et il convient que les classes aient le même intervalle phénologique. Cette condition n'est pas très aisément réalisable. Aucun critère précis ne permet de retenir des limites situées à égales distances dans l'échelle phénologique depuis le bourgeon dormant jusqu'à la feuille totalement déployée. Le procédé assurément le moins empirique pourrait être basé sur la mesure linéaire de l'allongement (par exemple rapport entre longueur de la pousse et longueur du bourgeon dormant). Le rapport entre la longueur de la pousse au stade « seuil de feuille déployée » et la longueur du bourgeon initial dormant pourrait être divisé en un nombre défini de classes égales.

Pour des raisons évidentes de commodité et de rapidité (cotation sur une journée), on préfère s'orienter vers des systèmes de cotation oculaire. Ainsi nous avons essayé de multiplier les stades en les subdivisant jusqu'à neuf classes. Ce faisant, nous avons surtout divisé les stades « verts » du débourrement faciles à diagnostiquer. Nous nous sommes rapidement rendu compte du fait que les courbes de fréquences ainsi obtenues accusaient une très forte asymétrie vers les classes supérieures. Les intervalles de classes étaient manifestement inégaux, les premières classes étant plus larges que les dernières. Nous avons été forcé de regrouper et de retenir cinq ou six classes au lieu de neuf. L'examen des courbes obtenues sur cinq ou six classes phénologiques a montré qu'elles accusaient néanmoins fréquemment une asymétrie plus ou moins manifeste. Elles montrent une certaine ressemblance avec la courbe de PEARSON (*fig.* 2). C'est alors que le report des données sur papier logarithmique a donné une amélioration très sensible. En fait, la question qui se posait était celle de la normalité de la distribution de fréquences.

Nous avons testé la normalité des distributions après transformation logarithmique. Deux types de matériel ont été testés : les familles half-sib et les sous-populations. Les ajustements réalisés sont repris dans le tableau 5.

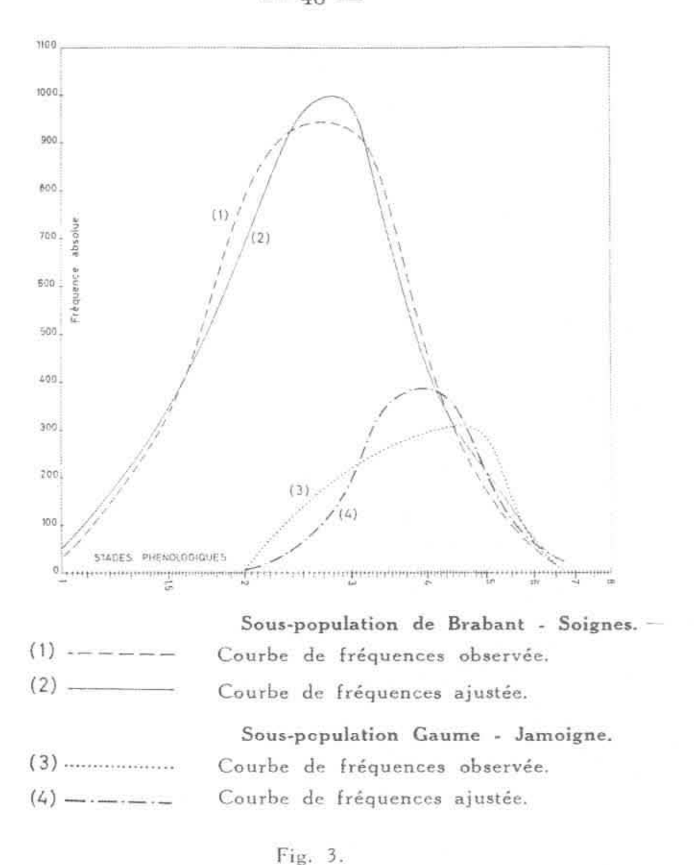


Fig. 3.

Débourrement du hêtre en stades logarithmiques. Ajustement des courbes de fréquences observées.

On voit qu'aussi bien sur un matériel constitué par des familles half-sib que par des populations, la normalité n'est pas réalisée dans de nombreux cas. Néanmoins un cas de logarithmo-normalité se présente dans chacun des deux types de matériel.

Il semble donc que pour les analyses statistiques ayant trait au débourrement printanier, il convient d'opérer la transformation logarithmique des données et de ne pas multiplier les classes de stades « verts » qui se succèdent à un rythme plus rapide que les stades 1, 2 ou 3. D'autre part, on fera le moins d'erreurs d'appréciation oculaire si l'on choisit la journée où le stade de débourrement moyen de l'ensemble du matériel est voisin du stade n° 2.

Tableau 5. — *Ajustement de courbes logarithmo-normales.*
Exp. 104.435. Débourrement.

Matériel	Nombre d'individus	Nombre de classes	Valeur de Chi deux
Familles half-sib			
P. 9. Moyenne Ardenne	211	6	non log. normale
P. 30. Brabant (Soignes)	215	6	lof. nor. (2,2<2,366 P. : 0,5)
P. 6. Moyenne Ardenne	183	6	non log. normale
P. 46. Moyenne Ardenne	209	6	non log. normale
Populations			
Jamoigne	859	6	non log. nor. (54,12>16,268)
Soignes 1	677	6	non log. nor. (24,00>16,268)
Soignes 2	335	6	log. nor. (9,1<9,837 P.: 0,02)
Soignes 3	2 409	6	non log. nor. (39,86>16,268)

Les températures du sol prises au moment des cotations et aux profondeurs recommandées par l'Office météorologique mondial (— 5, — 15, — 30, — 50 cm) constituent des mesures écologiques importantes pour l'étude du débourrement. La température du sol moins fluctuante que celle de l'air traduit assez fidèlement le régime thermique du milieu dans lequel se développe le matériel d'observation. Sachant que la température du sol à une certaine profondeur est en bonne relation avec la température moyenne périodique de l'air, on peut arriver à comprendre mieux les interactions génotype × climat d'origine et génotype × climat du lieu d'expérimentation.

La température du sol peut être mesurée notamment au moyen d'un thermomètre à mercure que l'on enfonce profondément dans la paroi d'un profil de sol ouvert immédiatement avant la mesure. La lecture doit se faire en maintenant l'instrument en place. Il convient d'effectuer ces mesures en quatre ou cinq endroits distribués dans le dispositif expérimental.

2. — *La phénologie du débourrement printanier.*

Les observations sur le débourrement que nous avons réalisées nous ont amené à approfondir quelque peu la nature du phénomène dans le cas du hêtre. Avant nous, Langner, W. et Stern, K. (1964) se sont attachés à cette question en ce qui concerne l'épicéa commun. Ils ont montré que le débourrement des rameaux latéraux avait lieu plusieurs jours avant le bourgeon terminal. En outre la précocité/tardivité du débourrement résulte de l'effet additif des gènes et constitue un caractère porteur d'une

héritabilité élevée. Il existe une corrélation étroite entre le débourrement et les dégâts de gelée tardive.

a) Ordre de débourrement des rameaux chez un individu. — L'opération de taxation globale du débourrement présente des difficultés d'autant plus grandes que les dimensions des sujets sont importantes. Chez un hêtre adulte en peuplement, le débourrement printanier progresse du bas vers le haut et le phénomène s'étale sur un assez grand nombre de journées. Cette durée semble être placée sous la dépendance du régime thermique des saisons hivernale et printanière (seuil énergétique minimum de l'habitat, quantité d'énergie reçue, seuil thermique de l'activité physiologique, etc...). Une taxation donnant une moyenne générale de l'individu est donc rendue particulièrement laborieuse sur des arbres d'une trentaine de mètres de développement.

L'opération devient plus aisée au stade infantile, c'est-à-dire sur des individus de faibles dimensions.

On s'aperçoit vite que pour travailler avec précision et pour ménager des comparaisons valables, il convient néanmoins de taxer non pas l'ensemble du végétal, mais de se limiter à une région ou un étage de branches particulier. Afin de nous assurer de l'ordre de débourrement des bourgeons sur un même individu, nous avons réalisé un test simple. Nous avons récolté sur un même jeune individu encore en dormance fin avril, au niveau de chacun des six étages différents s'échelonnant du bas (n° 1) vers le haut (n° 6), trois rameaux de force égale. Ces derniers ont été placés en laboratoire sous conditions égales d'hygrométrie et de thermisme, plongés dans des flacons contenant de l'eau. Le dispositif expérimental comportait trois répétitions. Le débourrement a été coté après un certain nombre de jours. Les résultats sont très nets. Les répétitions n'accusent qu'une très faible variabilité et les cotes moyennes de débourrement s'échelonnent de l'étage inférieur de rameaux (n° 1) à l'étage supérieur (n° 6) de la manière suivante : 1,3 ; 2,00 ; 2,3 ; 2,0 ; 2,3 ; 3,0.

b) Ordre de débourrement des bourgeons le long d'un même rameau long. — Un problème similaire se pose en ce qui concerne l'ordre d'activation apparente des bourgeons sur un même rameau.

Le test suivant a été réalisé. Sur deux individus différents, on a récolté 2 × 3 rameaux longs appartenant au même étage, soit trois répétitions ; ils ont été placés en laboratoire dans les mêmes conditions que le test a).

L'ensemble des données indique manifestement qu'en moyenne l'ordre de débourrement des bourgeons sur un même rameau va du bourgeon terminal vers les bourgeons basiliaires.

c) Débourrement des rameaux courts et longs. — Il convient aussi de savoir s'il existe une différence significative dans l'activation du débourrement entre les rameaux longs et courts d'un même étage de rameaux sur un même individu.

Le dispositif expérimental suivant a été réalisé selon les mêmes conditions de récolte et de développement en laboratoire que pour les tests a) et b).

Sur douze jeunes hêtres différents, nous avons prélevé, par individu et dans le même étage de branches, trois rameaux courts et trois rameaux longs. Le test a été exécuté sur un schéma en douze blocs (individus de récolte) et trois répétitions (rameaux).

L'analyse de variance à trois critères (blocs : individus, traitements : rameaux, répétitions) est donnée sous le numéro 3 (tableau général p. 109).

Il ressort très nettement que, dans l'ensemble, la vitesse de débourrement est très significativement différente entre les rameaux courts et longs choisis dans le même étage de branches, les rameaux longs débourrant avant les rameaux courts. Il se confirme que le débourrement ne se réalise pas en même temps chez tous les individus d'une même sous-population.

Quant aux interactions, elles sont non significatives quand on considère les répétitions. D'autre part, apparaît le fait intéressant qu'une interaction entre les individus et les types de rameaux se dégage de manière significative. La différence de vitesse de débourrement entre rameaux longs et rameaux courts dans le même étage de branches n'est pas absolument la même chez tous les individus. Ceci se remarque d'ailleurs bien en considérant les cotations. Sur les douze individus, on observe que trois d'entre eux montrent une grande différence de débourrement entre rameaux courts et longs, tandis que trois autres n'accusent qu'une faible différence. Notons enfin que, sans aucune exception, l'ordre de débourrement reste le même chez tous les individus et dans toutes les répétitions.

d) Débourrement dans une population au stade infantile. — Un certain nombre d'observations ont été réalisées pour analyser le comportement d'une population de jeunes individus. Il s'agissait de vérifier : a) si tous les individus manifestaient le même ordre de débourrement du bas vers le haut, b) si la précocité du débourrement était liée à la variabilité des dimensions des sujets.

Sur une population du Brabant-Soignes cultivée en pépinière (Groenendaal) composée de sujets âgés de 5 ans (S2 R3), nous avons observé trois cent vingt-six individus. Les hauteurs, le stade et l'ordre de débourrement (bas vers haut, uniforme, haut vers bas) ont été notés pour chaque individu.

Il a été noté que 42,3 % des sujets débourraient du bas vers le haut pour un stade phénologique moyen de 3,15 au 10/5/1965 ; 47,2 % accusaient un débourrement assez uniforme dans tous les étages de rameaux avec un stade moyen de 1,77 ; 10,4 % paraissaient commencer le débourrement par le haut avec un stade moyen de 1,5.

Il apparaît donc bien que dans une population, la majorité des sujets commencent à débourrer par le bas ; il faut noter en effet que dans les lots de plants paraissant débourrer uniformément ou par le haut, les stades phénologiques étaient encore très peu avancés et que l'ordre de débourrement ne s'était vraisemblablement pas encore manifesté définitivement.

D'autre part, le gradient de débourrement entre les rameaux bas et hauts varie d'un individu à l'autre. Cette observation va dans le même sens que l'interaction observée entre individus et gradient de débourrement rameaux longs et courts.

En ce qui concerne la liaison entre la précocité du débourrement et la taille des individus, il apparaît nettement que dans les lots débourrant par le bas et uniformément, les sujets de petite taille se trouvent à la date d'observation à un stade phénologique plus avancé que les sujets de grande taille (chi-deux très hautement significatif pour les deux lots).

e) Conclusions. — Il semble donc bien que dans une population de hêtre au stade juvénile, 1° la majorité des sujets de faibles dimensions sont les premiers à débourrer au printemps ; 2° la majorité des sujets accusent, entre les étages de rameaux, un ordre de débourrement allant du bas vers le haut ; 3° le gradient de débourrement entre les rameaux bas et haut varie avec les individus ; 4° sur un même étage de rameaux, les rameaux longs débourrent avant les courts ; le gradient de débourrement entre les rameaux longs et courts d'un même étage varie avec les individus ; 5° sur un même rameau long, le bourgeon terminal débourre avant les bourgeons basiliaires.

De l'ensemble de ces tests et de ces observations, il résulte que la cotation du débourrement printanier doit s'adresser à un étage de rameaux déterminé et uniforme pour tous les individus d'une population, si l'on vise des comparaisons assez précises entre individus ou entre populations.

3. — *Le débourrement et la thermophilie du hêtre.*

Pour étudier la précocité du débourrement des sous-populations et des familles half-sib, nous disposons de séries d'observations réalisées dans nos trois dispositifs tant en pépinière qu'en situation définitive.

Dispositif Florennes 1953-1956.

La moyenne des cotations est reprise pour trois années consécutives dans le tableau 6.

Tableau 6. — *Débourrement moyen à Florennes (1953-1956).*

Sous-populations (Terr. écologiques)	Nombre de répétitions (familles ou éch. de sous-populations)	Débourrement moyen au				
		24/4/61	27/4/61	2/5/61	17/5/62	22/5/63
Brabant (Forêt de Soignes)	9	2,04	2,08	2,38	1,80	2,89
Moyenne Ardenne	5	2,92	2,83	3,36	2,32	3,46
Jamoigne	2	3,52	3,52	4,12	3,04	3,81
Moyenne générale		2,50	2,49	2,90	2,12	3,18
Température du sol en °C (Florennes disp. expériment.)						
— 15 cm		9,0	9,6	—	8,0	—
— 30 cm		—	9,0	—	7,8	8,8
— 50 cm		—	9,0	—	7,7	—

Celui-ci montre notamment que des jeunes plants de hêtre débourrent lorsque la température du sol est remontée après le minimum hivernal, à un niveau situé vers 8 à 9° C. L'élément important en réalité paraît être l'énergie d'activation reçue, c'est-à-dire la somme de calories stockées dans l'écosystème milieu-plantes depuis le minimum calorique hivernal. La seule mesure de la température ne donne qu'une idée insuffisante des conditions de débourrement.

L'ensemble des observations permet de se rendre compte immédiatement du degré de thermophilie printanière des sous-populations. La thermophilie croît en raison inverse du débourrement, soit Jamoigne - Moyenne Ardenne - Brabant. Cet ordre reste contant d'année en année. La sous-population de Jamoigne (environ 50 ha sur marne) est la plus microtherme des sous-populations belges de hêtre, elle est plus microtherme que les hêtres ardennais originaires de stations situées plus haut en altitude. Par contre, le hêtre de Soignes est un type macrotherme se mettant tard en végétation dans le dispositif expérimental. Il convient de noter que les peuplements parentaux ne suivent pas cet ordre. En moyenne la forêt de Soignes (alt. 60-100 m) située

en climat atlantique verdit au printemps un peu plus tôt que les hêtraies ardennaises et lorraines (alt. 250 à 600 m).

Les analyses de variance ont été calculées pour les cinq séries de cotations de 1961 à 1963, considérant les sous-populations et les familles half-sib d'un même territoire comme des échantillons. Les résultats donnés sous le n° 4 (tableau général p. 109) montrent que les différences de débourrement entre les trois groupes, Brabant, Moyenne Ardenne, Jamoigne sont très hautement significatives. Ces ensembles constituent donc des sous-populations de hêtre différentes.

De plus, l'analyse de la variance globale à deux critères de classification croisés (années et territoires) a été exécutée. Comme la classification n'est pas balancée, on a dû utiliser une méthode appropriée (SNEDECOR, 1938, p. 233).

Les résultats figurent sous le n° 5 (tableau général p. 109) et les tests F sont réalisés en partant d'un modèle fixe. L'analyse permet de confirmer que les trois ensembles territoriaux, Brabant, Moyenne Ardenne, Jamoigne sont significativement très différents l'un de l'autre, de même que les années de cotations, et surtout qu'il n'existe pas d'interaction significative entre territoires et années. Les différences entre sous-populations se maintiennent donc intégralement d'année en année.

4. — *Stabilité du débourrement et du caractère de thermophilie.*

Différents auteurs ont montré que, dans une communauté vivante, l'ordre phénologique des espèces, des individus formant une sous-population, restait remarquablement constant dans le temps.

D'autre part STERN, K. (1962) a montré la haute héritabilité de la thermophilie du débourrement.

Nos observations permettent d'analyser la stabilité dans le temps de l'ordre phénologique au niveau des sous-populations et des familles.

Nous disposons pour l'expérience de Florennes (1953-1956) de cinq cotations échelonnées de 1961 à 1963 ; a : 24/4/61 ; b : 27/4/61 ; c : 2/5/61 ; d : 17/5/62 ; e : 22/5/63.

Différents coefficients de corrélation ont été calculés, notamment entre les stades phénologiques à l'intérieur d'une même année (1961) et entre les années.

Les corrélations sont les suivantes :

$r_{ab} = 0{,}99$
$r_{bc} = 0{,}95$
$r_{cd} = 0{,}88$
$r_{de} = 0{,}79$ toutes très hautement significatives au niveau 0,001.
$r_{ad} = 0{,}86$
$r_{ce} = 0{,}90$

On remarque immédiatement que toutes les corrélations sont très hautement significatives (familles et sous-populations). L'ordre phénologique des sous-populations et des familles half-sib est remarquablement constant à l'intérieur d'une année comme au fil des années. Les coefficients les moins élevés sont ceux qui ont trait aux couples de stades phénologiques moyens les plus écartés.

Dispositif de Saint-Hubert 1956-1962.

En ce qui concerne notre dispositif de Saint-Hubert comprenant des hêtres originaires du nord-est de l'Allemagne (Hollstein), nous disposons d'une cotation prise en pépinière de Groenendaal le 3/5/1961. Les stades phénologiques moyens sont : 3,11 pour les sept familles half-sib de Brabant-Soignes, 3,65 pour les deux sous-populations et une famille half-sib de Moyenne Ardenne et 4,00 pour quatre familles half-sib du Hollstein.

L'analyse de la variance n° 6 (tableau général p. 109) est faite en considérant les familles half-sib et les sous-populations comme des répétitions.

Cette analyse confirme les résultats de l'expérience de Florennes, à savoir que le hêtre originaire d'Ardenne est moins thermophile que celui du Brabant (Soignes). De plus, ils indiquent que des sous-populations originaires de stations situées à altitudes sub-égales mais très éloignées sur le gradient atlanticité-continentalité sont également fort différentes sous le rapport de la thermophilie. Le hêtre du Hollstein paraît donc moins thermophile encore que nos hêtres ardennais adaptés à l'altitude supérieure.

5. — *Le caractère de thermophilie dans les sous-populations de hêtre en Belgique.*

Les résultats obtenus dans les deux dispositifs de Florennes (1953-1956) et Florennes-Groenendaal (1958-1963/64) permettent de réaliser une analyse plus ou moins fine de la structure des sous-populations de hêtre, en se basant sur le caractère de thermophilie qui se révèle comme remarquablement constant et dont l'héritabilité paraît élevée (STERN, K., 1962).

Nous avons suivi KEMTHORNE et STERN en utilisant le modèle d'analyse de variance hiérarchisée bien connu

$$Y_{ijkl} = m + s_i + p_{ij} + f_{ijk} + e_{ijkl}$$

Y_{ijkl} = moyenne des individus d'un échantillon,
m = moyenne du dispositif,
s_i = effet moyen du territoire écologique (secteur) i,
p_{ij} = effet de la j^{eme} sous-population dans le territoire écologique i,
f_{ijk} = effet de l'arbre-mère k dans la sous-population p_{ij},
e_{ijkl} = erreur.

En réalité, toutes les conditions expérimentales et toutes les hypothèses de base ne sont pas remplies pour appliquer cette analyse sans réserve. Au moment des observations, le dispositif de Florennes-Groenendaal 1958-1963/64 n'était pas installé en quatre blocs randomisés. Le matériel se trouvait toujours en pépinière ; les parcelles étaient en fait constituées non par des carrés ou des rectangles mais par des lignes, recoupant un seul gradient de fertilité éventuel d'un unique compartiment de pépinière. Nous avons donc travaillé sur un dispositif imparfait, après avoir observé que la variabilité du régime thermique du milieu était faible, fait constaté en diverses circonstances (STERN, K., 1962). L'analyse devra donc être refaite sur le dispositif nouvellement installé en quatre blocs.

Dispositif Florennes(-Groenendaal) (1958-1963/64).

Les observations sur le débourrement ont été effectuées en pépinière de Groenendaal le 11/5/1963, selon la méthode exposée précédemment. La cotation a porté sur quatre échantillons de trente à soixante individus. Nous avons retenu vingt-trois familles half-sib groupées inégalement en six sous-populations inégalement réparties sur trois territoires écologiques (secteurs Brabant, Moyenne Ardenne, Gaume).

Si l'on peut considérer que les familles half-sib et les populations sont classées plus ou moins au hasard parmi un grand nombre d'unités de même niveau, les trois territoires écologiques représentent un choix beaucoup plus limité et arbitraire parmi une vingtaine de secteurs limités à la Belgique. L'hypothèse de base du choix au hasard au niveau des territoires écologiques ne semble pas remplie de manière formelle.

Au moment de la cotation, la température du sol prise à — 20 cm en divers points du dispositif variait entre 10,5 et 11,0° C.

L'analyse de variance est reprise sous le n° 7 (tableau général p. 109). Les valeurs ont été transformées logarithmiquement.

L'analyse montre que seules les familles half-sib dans les sous-populations sont significativement différentes au seuil de 0,001. C'est le niveau des sous-populations qui paraît le moins assuré et nous devons rejeter l'hypothèse de leur existence dans le cas envisagé.

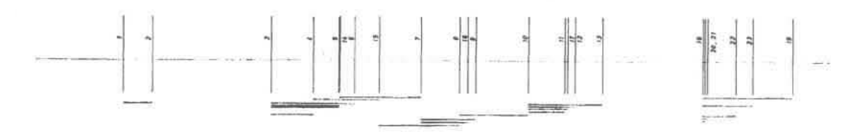


Fig. 4.

Débourrement des familles half-sib en stades logarithmiques. Test de comparaisons multiples selon DUNCAN (New multiple Range test). Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64).

Familles n°s 1 à 13. Brabant - Forêt de Soignes.
Familles n°s 14 à 19. Moyenne Ardenne.
Familles n°s 20 à 23. Gaume - Jamoigne.

Le test d'homogénéité des variances (COCHRAM dans GUENTHER, W. C.) montre une variance homogène dans les familles ($R_{4,23}$ = 0,149 NS). Par contre le test de BARTLETT (VESSEREAU, A., 1960) indique que les variances entre les familles pour chaque territoire ne sont pas homogènes. Les variances « territoires » ne constituent donc pas un groupe homogène. Ceci est probablement à mettre en rapport avec la grande inégalité de répartition des familles dans les territoires. Peut-être les territoires présentent-ils aussi des écarts fort différents les uns des autres.

Une nouvelle analyse de variance ne retenant que les niveaux familles half-sib et territoires écologiques (sous-populations larges au sein de la population totale) est donnée sous le n° 8 (tableau général p. 109).

Sous la réserve exprimée plus haut sur la validité du modèle aléatoire, on peut estimer comme suit pour les familles half-sib et les territoires écologiques, les composants de variance exprimés en pour-cent de la variance génétique totale.

σ_s^2 = 50,55 % (entre les sous-populations correspondant aux territoires écologiques).

σ_f^2 = 49,45 % (entre les familles à l'intérieur des sous-populations correspondant aux territoires écologiques).

Dans cette expérience et pour le caractère de débourrement, les variances génétiques correspondant respectivement aux familles half-sib et aux territoires écologiques se partageraient donc la variance totale de manière approximativement égale.

Ainsi cette analyse tend à démontrer à l'intérieur d'une petite fraction limitée à la Belgique de l'aire de *Fagus silvatica* L., l'existence de territoires génécologiques de plus ou moins grande étendue sur lesquels se trouvent des sous-populations relativement homogènes en ce qui concerne le seul caractère de thermophilie. Des subdivisions plus fines des territoires considérés ne sont pas justifiées dans le cadre du matériel et du caractère sous rubrique.

Dans l'ensemble, ces résultats confirment dans une certaine mesure les conclusions de STERN, K. (1962), pour les bouleaux japonais bien distribués sur une aire vaste sur tout le Japon (*Betula japonica* et *Betula maximowieziana*), qui a trouvé pour le caractère « arrêt estimé de croissance » une variance « territoire » très élevée (78,5 % et 59,8 %), des variances sous-populations (11,3 et 12,0 %) et familles (10,2 et 28,4 %) beaucoup plus faibles. Dans ce cas également, la variance génétique au niveau sous-population reste faible.

Disons en outre que les observations confirment avec une réelle vigueur, la notion jusqu'ici restée empirique de la « race locale » et en précisent manifestement la signification et la portée.

Le « New multiple Range Test » de DUNCAN (nouvelle table à 5 %, STEEL, G. D. et TORRIE, J. H., 1960) donne un classement des familles half-sib (*fig.* 4) dans lequel les numéros répartis sur un même trait horizontal ne sont pas significativement différents les uns des autres au niveau 0,05.

On remarque que l'ensemble des familles du Brabant (Soignes) et de Gaume (Jamoigne) appartenant chacune à une unique sous-population (4 000 et 50 ha environ) sont assez bien groupées aux extrémités du spectre graphique. Par contre, les six familles de Moyenne Ardenne prises dans quatre sous-populations hypothétiques relativement éloignées les unes des autres s'étalent en réalité sur un large secteur du spectre. L'hypothèse de diverses sous-populations ardennaises reste à tester au cours de travaux ultérieurs. De plus ce test confirme dans une certaine mesure le manque d'homogénéité des variances dans les trois territoires considérés.

Dispositif Florennes (1953-1956).

A titre de confirmation, des analyses hiérarchisées de variances ont été appliquées aux résultats donnés par le dispositif de Florennes 1953-1956. Le niveau de la sous-population est non significatif et sa réalité ne peut être dégagée.

6. — *Cartographie du débourrement et structure des sous-populations.*

L'information relative à la thermophilie du débourrement du hêtre nous a amené à la question de savoir s'il n'était pas possible de se rendre compte « de visu » de la structure des populations au moment de la feuillaison. Ne peut-on point circonscrire sur le terrain les sous-populations sous le rapport de leur thermophilie en cartographiant le débourrement printanier au cours d'une année à climat normal pour la région.

Connaissant la régression de l'ajustement sélectif des sous-populations sur le thermisme de l'habitat, il apparaît probable que dans les territoires planitiaires, les variations sont essentiellement climales et régulières. Par contre dans les régions à géomorphologie tourmentée, on peut émettre l'hypothèse que dans les secteurs et sous-secteurs écologiques diversifiés, l'ajustement des sous-populations s'exprime, sur des transects géographiques de faible amplitude, par des abrupts audacieux, des sections de clines raides entre lesquels les volumes d'échanges génétiques sont faibles, et à l'intérieur desquels les coefficients de consanguinité et l'intensité de la sélection sont plus élevés que dans un cline régulier et étendu.

Dans les différentes stations naturelles, la thermophilie du débourrement des sous-populations semble ajustée génétiquement sur le niveau relatif du régime thermique stationnel. La carte génotypique de l'habitat. Les dèmes sont d'autant plus thermophiles que l'habitat est chaud.

Par contre, au printemps, les sous-secteurs écologiques les plus froids sont les plus lents à se réchauffer. Tout en hébergeant des populations microthermes, le débourrement s'y fait tardivement. L'ajustement génétique de l'espèce sur la microthermie stationnelle s'arrête à un seuil tel qu'il subsiste entre les habitats macrothermes et microthermes un vacuum de quelques jours non comblé par l'adaptation du fonctionnement photosynthétique.

Le débourrement semble se déclencher lorsque le réchauffement de l'habitat a atteint le seuil compatible avec l'activité physiologique des bourgeons. Les dates relatives du débourrement chez des populations génotypiquement différenciées se situent donc au point de rencontre entre les seuils thermiques respectifs d'activité et des courbes diverses de réchauffement stationnel.

Les cartes de débourrement ne sont donc plus des copies de la carte thermique comme les cartes du génotype, mais elle accusent des reliefs beaucoup moins durs. Elles présentent néanmoins un intérêt réel (Schreiber, K.-F., 1964).

Les 12/5/1962 et 27/5/1963, nous nous sommes efforcé d'esquisser une carte au 1:20 000 du débourrement du hêtre dans les

massifs de hêtraies de Nassogne et de Saint-Hubert. Ce vaste complexe se prête particulièrement bien à pareille étude, en raison de l'existence de la vallée de la Masblette profondément et abruptement enfoncée dans le plateau, ayant une direction ouest-est. Les sous-secteurs de l'Ardenne atlantique, de l'Ardenne centro-orientale de la Haute Ardenne s'y rejoignent et les sous-secteurs froids et chauds sont particulièrement bien représentés. La dénivellation va de 350 à 565 m. De plus le réseau relativement serré de chemins carrossables permet une circulation en voiture aisée et rapide.

En une seule journée, nous avons parcouru tout le réseau de voirie, en cotant sur carte sans discontinuité les stades phénologiques des hêtraies (cinq stades). Les résultats sont exprimés dans la figure 5.

On remarque immédiatement que les hêtraies des versants atlantiques de 350 à 450 m sont les plus avancées phénologiquement et que les populations des plateaux au-dessus de 500 m (secteur de la Haute Ardenne) sont en moyenne plus tardifs et cela d'autant plus que les sous-populations sont voisines des tourbières. Une population entourée de fanges a été vue à la fin du mois de mai 1963 toujours en pleine dormance sans apparence de réveil.

Les populations des hêtraies à Fétuque des versants nord et sud de la Masblette et de ses affluents (notamment la Doneuse) sont particulièrement intéressantes. La Masblette présente un profil de vallée en V d'une centaine de mètres de profondeur (350 à 450 m) dont les crêtes supérieures respectives sont écartées d'environ 500 m sur le plan horizontal. Les populations de hêtre de cette vallée sont plus tardives que celles des replas situés à des altitudes similaires ou même supérieures. Les populations de versant froid sont en moyenne décalées d'un demi à un stade phénologique sur celles des versants chaud. Les hêtraies les plus tardives sont celles du confluent de la Doneuse (versants nord et nord-nord-est), probablement l'un des pôles du froid de la Belgique où la réception du rayonnement solaire directe est faible. A 400 m d'altitude, elles ont le même développement phénologique que les populations de plateau entre 500 et 565 m.

On se rend compte immédiatement que de telles conditions stationnelles ne favorisent pas la panmixie généralisée, mais qu'au contraire la diversité phénologique tend à augmenter l'autonomie relative des sous-populations et à augmenter leurs taux de consanguinité. Si l'ajustement génotypique du caractère de thermophilie est effectif, on devrait pouvoir montrer une certaine autonomie de diverses sous-populations dans un territoire relativement exigu. Cette hypothèse mérite de faire l'objet d'une recherche en profondeur.

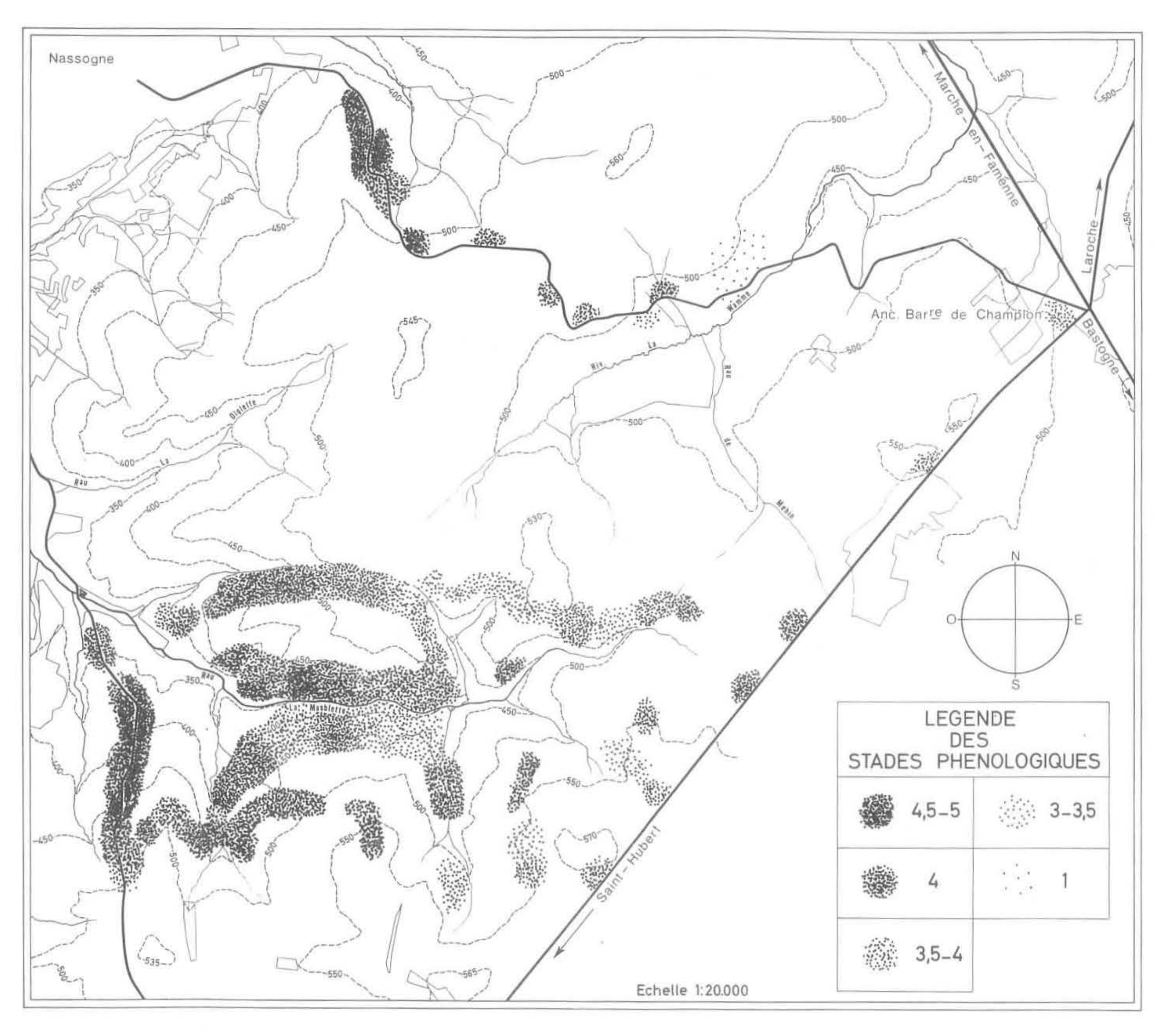


Fig. 5.

Carte phénologique des hêtraies dans les Forêts de Saint-Hubert et de Saint-Michel le 27/5/1963.

7. — *Interaction génotype et milieu.*

Nous avons vu dans l'analyse du caractère de thermophilie au niveau des sous-populations, que la thermophilie allait décroissant dans l'ordre Brabant (Soignes), Moyenne Ardenne, Jamoigne. Ces tests étaient réalisés dans des stations du Domaine atlantique, c'est-à-dire voisines des conditions de développement de la sous-population Brabant-Soignes.

Afin de vérifier dans une certaine mesure la validité de cette réponse générale, nous nous sommes permis de prendre en considération, dans une station de Moyenne Ardenne (Monceau-Ronchis, 400 m d'altitude), deux sous-populations de hêtre l'une de Brabant (Soignes) issue de plantation, l'autre autochtone (Moyen-ardennaise) constituée par un recrû naturel dans une hêtraie voisine. Ces deux échantillons accusent un développement subégal (3 à 4 m de hauteur) ; ces régénérations sont dégagées du couvert depuis huit à dix ans.

Nous avons choisi au hasard, dans un assez grand nombre de colonies distinctes (groupes), trois échantillons de chacune des sous-populations. Nous avons coté le débourrement selon la méthodologie habituelle, le 28/4/1964.

L'analyse de la variance est reprise sous le n° 9 (tableau général, p. 109).

Les différences observées dans les stades de débourrement sont donc très hautement significatives, la sous-population de Brabant (Soignes) accuse un retard considérable sur la sous-population locale (Moyenne Ardenne).

D'autre part, si nous mettons en comparaison, à développement phénologique subégal (Florennes 17/5/1962 et Monceau-Ronchis 28/4/1964), les différences moyennes de débourrement entre Brabant-Soignes et Moyenne Ardenne, nous obtenons des écarts de 0,5 pour Florennes (Domaine atlantique) et 1,08 pour Monceau-Ronchis (Moyenne Ardenne).

Il semblerait donc à première vue que le retard de débourrement de la sous-population Brabant-Soignes dans les conditions écologiques de Moyenne Ardenne soit plus grand que l'avance des sous-populations de Moyenne Ardenne sur celle du Brabant-Soignes dans les conditions du climat atlantique. Ce fait demande à faire l'objet d'une vérification ultérieure dans des dispositifs expérimentaux bien désignés.

8. — *Le caractère de thermophilie dans la sous-population de Jamoigne-Le Charmois en station marneuse fraîche.*

Parmi les sous-populations de hêtre reprises dans nos recherches, celle de Jamoigne a concentré particulièrement notre atten-

tion à divers points de vue. Ses caractères les plus saillants sont la structure des cimes et sa remarquable microthermie.

Il s'agit d'une hêtraie âgée aujourd'hui d'environ cent quatorze années. Les archives forestières révèlent qu'elle est en principe née d'un ensemencement naturel en 1852 après une forte coupe dans la hêtraie-chênaie. La toponymie n'infirme pas son caractère de hêtraie (Bois de Fays-Lemoyen). Les comptages des cernes confirment ces données. Le rajeunissement y est facile et permanent. On n'a aucune raison de penser qu'il ne s'agit point d'une sous-population autochtone.

Dans ces conditions, l'esprit serait très satisfait si une explication pouvait être proposée quant au déterminisme de son caractère microtherme. Son statut est unique dans les sous-populations étudiées. Ce hêtre de 360 m d'altitude est plus microtherme que celui de Haute Ardenne (600-620 m) ; ceci ne satisfait point à l'hypothèse d'une pression de sélection de la part de ce que nous connaissons des régimes thermiques régionaux d'altitude (température de l'air à 1,50 m du sol).

L'information relative aux courants migratoires quaternaires du hêtre dans cette région ne présente aucune particularité. Aucune barrière génétique d'ordre topographique n'est à signaler. Les hêtraies d'Ardenne et de Gaume sont contiguës. Restent les hypothèses de la dérive génétique et de la pression des facteurs écologiques de sélection. Rappelons que des cas similaires ont été signalés pour l'épicéa (Bouvarel, P., 1961).

Nous avons émis l'hypothèse qu'un sol brun eutrophe développé sur substrat marneux humide bon conducteur de la chaleur était soumis à un régime thermique particulier. Dans le but de mettre en rapport les processus de débourrement avec les facteurs de sélection, nous nous sommes appliqué à préciser quelque peu les conditions écostationnelles de la saison de débourrement dans les peuplements parentaux d'où proviennent nos descendances. Durant l'année 1961, nous avons entrepris d'effectuer à travers l'Ardenne, des mesures édapho-thermiques selon la méthode exposée plus haut. A la date du 19/5/1961. les hêtraies d'Ardenne et de Jamoigne étaient en plein verdissement ou déjà feuillées. Parmi les cinq hêtraies visitées, la hêtraie de Jamoigne très feuillée accusait dans le sol les températures les plus basses. La hêtraie de Menuchenet avec son épais revêtement d'humus brut était moins réchauffée que les autres, sauf celle de Jamoigne.

A la date du 31/5/1961, la hêtraie de Jamoigne jouissait d'un écoclimat édaphique plus chaud que celles de Haute Ardenne et d'Ardenne Occidentale. Dans l'ensemble, les différences au 19/5/1961 étaient faibles et ne pouvaient éclairer valablement notre problème. Nous eûmes le sentiment que les dates choisies étaient trop tardives et que le climat édaphique devait faire

7. — *Interaction génotype et milieu.*

Nous avons vu dans l'analyse du caractère de thermophilie au niveau des sous-populations, que la thermophilie allait décroissant dans l'ordre Brabant (Soignes), Moyenne Ardenne, Jamoigne. Ces tests étaient réalisés dans des stations du Domaine atlantique, c'est-à-dire voisines des conditions de développement de la sous-population Brabant-Soignes.

Afin de vérifier dans une certaine mesure la validité de cette réponse générale, nous nous sommes permis de prendre en considération, dans une station de Moyenne Ardenne (Monceau-Ronchis, 400 m d'altitude), deux sous-populations de hêtre l'une de Brabant (Soignes) issue de plantation, l'autre autochtone (Moyen-ardennaise) constituée par un recrû naturel dans une hêtraie voisine. Ces deux échantillons accusent un développement subégal (3 à 4 m de hauteur) ; ces régénérations sont dégagées du couvert depuis huit à dix ans.

Nous avons choisi au hasard, dans un assez grand nombre de colonies distinctes (groupes), trois échantillons de chacune des sous-populations. Nous avons coté le débourrement selon la méthodologie habituelle, le 28/4/1964.

L'analyse de la variance est reprise sous le n° 9 (tableau général, p. 109).

Les différences observées dans les stades de débourrement sont donc très hautement significatives, la sous-population de Brabant (Soignes) accuse un retard considérable sur la sous-population locale (Moyenne Ardenne).

D'autre part, si nous mettons en comparaison, à développement phénologique subégal (Florennes 17/5/1962 et Monceau-Ronchis 28/4/1964), les différences moyennes de débourrement entre Brabant-Soignes et Moyenne Ardenne, nous obtenons des écarts de 0,5 pour Florennes (Domaine atlantique) et 1,08 pour Monceau-Ronchis (Moyenne Ardenne).

Il semblerait donc à première vue que le retard de débourrement de la sous-population Brabant-Soignes dans les conditions écologiques de Moyenne Ardenne soit plus grand que l'avance des sous-populations de Moyenne Ardenne sur celle du Brabant-Soignes dans les conditions du climat atlantique. Ce fait demande à faire l'objet d'une vérification ultérieure dans des dispositifs expérimentaux bien désignés.

8. — *Le caractère de thermophilie dans la sous-population de Jamoigne-Le Charmois en station marneuse fraîche.*

Parmi les sous-populations de hêtre reprises dans nos recherches, celle de Jamoigne a concentré particulièrement notre atten-

tion à divers points de vue. Ses caractères les plus saillants sont la structure des cimes et sa remarquable microthermie.

Il s'agit d'une hêtraie âgée aujourd'hui d'environ cent quatorze années. Les archives forestières révèlent qu'elle est en principe née d'un ensemencement naturel en 1852 après une forte coupe dans la hêtraie-chênaie. La toponymie n'infirme pas son caractère de hêtraie (Bois de Fays-Lemoyen). Les comptages des cernes confirment ces données. Le rajeunissement y est facile et permanent. On n'a aucune raison de penser qu'il ne s'agit point d'une sous-population autochtone.

Dans ces conditions, l'esprit serait très satisfait si une explication pouvait être proposée quant au déterminisme de son caractère microtherme. Son statut est unique dans les sous-populations étudiées. Ce hêtre de 360 m d'altitude est plus microtherme que celui de Haute Ardenne (600-620 m) ; ceci ne satisfait point à l'hypothèse d'une pression de sélection de la part de ce que nous connaissons des régimes thermiques régionaux d'altitude (température de l'air à 1,50 m du sol).

L'information relative aux courants migratoires quaternaires du hêtre dans cette région ne présente aucune particularité. Aucune barrière génétique d'ordre topographique n'est à signaler. Les hêtraies d'Ardenne et de Gaume sont contiguës. Restent les hypothèses de la dérive génétique et de la pression des facteurs écologiques de sélection. Rappelons que des cas similaires ont été signalés pour l'épicéa (BOUVAREL, P., 1961).

Nous avons émis l'hypothèse qu'un sol brun eutrophe développé sur substrat marneux humide bon conducteur de la chaleur était soumis à un régime thermique particulier. Dans le but de mettre en rapport les processus de débourrement avec les facteurs de sélection, nous nous sommes appliqué à préciser quelque peu les conditions écostationnelles de la saison de débourrement dans les peuplements parentaux d'où proviennent nos descendances. Durant l'année 1961, nous avons entrepris d'effectuer à travers l'Ardenne, des mesures édapho-thermiques selon la méthode exposée plus haut. A la date du 19/5/1961. les hêtraies d'Ardenne et de Jamoigne étaient en plein verdissement ou déjà feuillées. Parmi les cinq hêtraies visitées, la hêtraie de Jamoigne très feuillée accusait dans le sol les températures les plus basses. La hêtraie de Menuchenet avec son épais revêtement d'humus brut était moins réchauffée que les autres, sauf celle de Jamoigne.

A la date du 31/5/1961, la hêtraie de Jamoigne jouissait d'un écoclimat édaphique plus chaud que celles de Haute Ardenne et d'Ardenne Occidentale. Dans l'ensemble, les différences au 19/5/1961 étaient faibles et ne pouvaient éclairer valablement notre problème. Nous eûmes le sentiment que les dates choisies étaient trop tardives et que le climat édaphique devait faire

Tableau 7. — *Conditions phénologiques et édapho-thermiques des hêtraies contiguës de Jamoigne-Le Charmois et d'Ardenne méridionale (altltude 360 m) dans la journée du 25/4/1963 (ciel couvert).*

	Ardenne méridionale		Gaume-Jamoigne		
	1	2	3	4	5
1. Localisation	Crête de versant W-NW	Plateau	Plateau	Idem 3 30 m à l'est de 3	Idem 3 80 m à l'est de 3
2. Type de hêtraie	Hêtraie à *Festuca silvatica*	Hêtraie à *Millium effusum, Deschampsia caespitosa, Carex silvatica, Lamium galeobdolon*	Hêtraie mésophile à *Asperula odorata*	Idem 3	Idem 3
3. Stade phénologique de la hêtraie	Très grande majorité des hêtres dormants. Bourgeons gonflés dès les basses branches. Rares individus avec feuilles semi-déployées dans les très basses branches	Très grande majorité de hêtres dormants. Bourgeons gonflés dans quelques très basses branches	Très grande majorité de hêtres dormants et à bourgeons gonflés. Hêtres dominés à feuilles demi-déployées. Branches basses de gros hêtres en feuilles. Semis naturels verdissants.	Idem 3	Idem 3
4. Type de sol	Sol alluvial très caillouteux (phyllades) (A^o = 4 cm)	Sol limoneux caillouteux (phyllades) (A^o = 2 cm)	Sol brun eutrophe argileux (quelques galets) (A^o = 2 cm)	Idem 3	Idem 3

5. Température moyenne (°C) du sol prise en un endroit ne comportant pas de strate arbustive ou de semis naturels

Heure	13 h 30	13 h 45	14 h 15	14 h 30	14 h 45
à - 15 cm	7,8 (± 0,1)	8,1 (± 0,1)	7,6 (± 0,1)	7,4 (± 0,1)	7,8 (± 0,1)
à - 30 cm	7,3 (± 0,1)	7,6 (± 0,1)	7,0 (± 0,1)	6,9 (± 0,1)	7,0 (± 0,1)
à - 50 cm	7,1 (± 0,1)	7,1 (± 0,1)	6,2 (± 0,1)	6,2 (± 0,1)	6,5 (± 0,1)
à - 55 cm	—	—	—	—	6,2 (± 0,1)
à - 60 cm	—	7,0 (± 0,1)	—	—	—
à - 70 cm	—	—	5,9 (± 0,1)	—	—

l'objet de mesures non pas durant ou après la feuillaison, mais bien avant le débourrement.

C'est alors que le 25/4/1963, soit juste avant le débourrement, nous reprîmes nos observations. Cette fois nous nous sommes concentré sur les hêtraies ardennaises contiguës à celle de Jamoigne-Charmois.

Les résultats sont repris dans le tableau 7. Ils confirment qu'au sortir de l'hiver et durant la période de prédébourrement du hêtre, l'écoclimat édaphique de la hêtraie de Jamoigne accuse un régime thermique en profondeur (— 50 cm) nettement en dessous de celui des hêtraies ardennaises sur substrat limono-phylladeux. Les différences sont de l'ordre de 1,0° C et 0,5° C respectivement à — 50 cm et à — 30 cm de profondeur. La capacité rétentive pour l'eau des marnes est plus élevée que celle des roches dévonniennes et influence manifestement le réchauffement printanier du milieu.

Néanmoins, en dépit de ce gradient thermique existant entre des stations situées à quelques centaines de mètres les unes des autres, les populations de hêtre sur marne débourrent au printemps légèrement plus vite que leurs voisines sur phyllades plus chaudes à altitude égale.

Il semble en outre que ce régime thermique particulier des marnes ne se manifeste que durant la phase printanière de ressuiement du sol. En effet, plus tard dans la saison, diverses observations ont montré que dans les horizons A1 et A2 du profil du sol, la température est voisine de celles que l'on observe sous les hêtraies croissant sur des substrats ardennais à altitude égale.

Est-il possible de concevoir que le régime thermique préprintanier se présente comme un facteur écologique temporaire capable d'opérer une pression de sélection sur le seul caractère de microthermie du débourrement par exemple en levant plus tôt la dormance, et de déterminer ainsi l'adaptation évolutive d'une sous-population particulière. Nous n'avons pas de réponse à proposer à cette question. Nous ne pouvons faire que souligner la portée tant théorique que pratique de ce problème dont la solution demande des recherches écologiques et génétiques plus approfondies.

9. — *Conditions édapho-thermiques du prédébourrement et génotypes.*

L'ensemble des réponses fournies par nos sous-populations et nos familles half-sib, dans nos dispositifs de Florennes et de Saint-Hubert, de même que les considérations précédentes relatives à leur action sélective, invitent à établir la corrélation entre le facteur mésologique et le génotype.

Les mesures édapho-thermiques du 10/4/1961 donnent pour les différents territoires d'où proviennent nos sous-populations, les chiffres moyens suivants (*tabl.* 8).

Considérant les données de débourrement fournies en 1963 en pépinière par le dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), le coefficient de corrélation et les équations de régression s'établissent comme suit : (entre le thermisme édaphique durant la période du prédébourrement et le débourrement dans le dispositif expérimental).

Tableau 8. — *Température moyenne du sol à - 50 cm le 10/4/1961 (*Galoux, A.*) et température mensuelle moyenne vraie de l'air pour avril (période 1901-1930,* Poncelet *et* Martin*).*

Territoire	Altitude (m)	Temp. sol 10/4/61 (°C) (- 50 cm)	Temp. air (°C) avril (1901-1930)
Brabant-Soignes	80	10,2	8,5
Moyenne Ardenne	380	8,6	6,5
Haute Ardenne (Losheimergraben)	600	7,6	5,5
Gaume-Jamoigne	380	7,5	

a) Valeurs brutes non tranformées (six stades phénologiques).

$$N = 23 \qquad r = -0,66^{***}$$
$$Y = -0,55X + 8,92$$

Les limites de la zone de sécurité de la régression sont représentées dans la figure 6.

La droite de régression est entièrement comprise dans les intervalles de sécurité.

D'autre part, le test de linéarité (Lamotte, 1948) donne F calculé $= \dfrac{0,37 \times 20}{10,06 \times 1} = 0,735.$

La valeur de F 0,735 est très nettement inférieure au nombre de la table des F pour le seuil de 0,20 pour des degrés de liberté de 20 et de 1. Elle est même encore inférieure au nombre F pour ∞ et 1.

La divergence entre les points correspondants de la droite de régression peut donc être attribuée aux simples fluctuations

dues au hasard de l'échantillonnage et la régression peut être considérée comme linéaire.

b) Valeurs transformées logarithmiquement (six stades phénologiques).

$$N = 23 \qquad r = -0{,}647^{***}$$
$$Y = -0{,}050X + 0{,}972$$

Y = stade phénologique (logarithme) de la descendance dans les conditions du dispositif expérimental à Groenendaal (11/5/1963).

X = température du sol à - 50 cm durant la période de prédébourrement (10/4/1961) dans la population parentale.

La corrélation est bonne et très hautement significative.

Un gradient édapho-thermique de 1° C durant la période du prédébourrement semble donc être lié dans nos sous-populations de hêtre belge à une adaptation par voie de sélection égale à un demi-stade phénologique (six stades considérés).

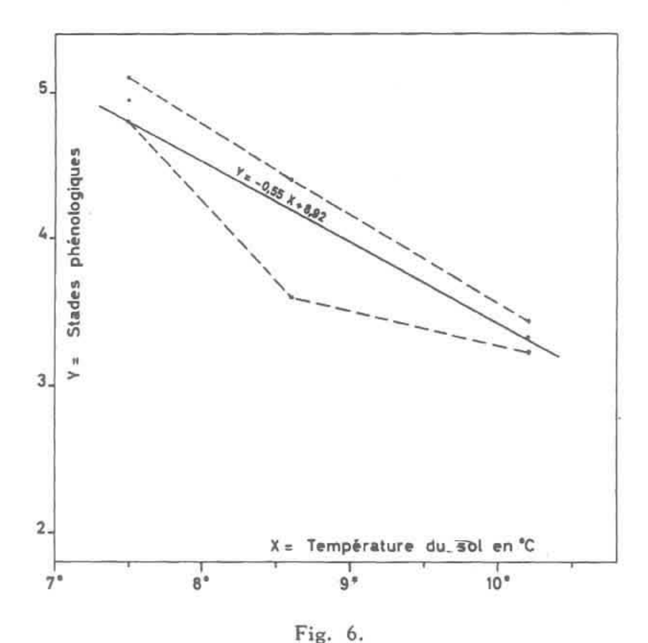


Fig. 6.

Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64).

Diagramme de régression des stades phénologiques non transformés observés à Groenendaal et conditions édapho-thermiques de prédébourrement dans les hêtraies d'origine. Limites de sécurité.

10. — *Structure génétique et sélection naturelle dans l'aire belge du hêtre.*

K. Stern a développé en 1961 et en 1964 un modèle d'analyse mathématique de la structure génétique de bouleaux japonais. Ses considérations se fondent sur un certain nombre d'hypothèses.

La variance génétique à l'intérieur des territoires écologiques est entièrement additive ; les sous-populations d'un même territoire sont dérivées au hasard par voie d'inbreeding d'une seule souche migratoire dans laquelle les fécondations se réalisent au hasard ; le taux de consanguinité est le même pour toutes les sous-populations à l'intérieur d'un même territoire ; la variance génétique et le taux de consanguinité sont les mêmes dans les territoires ; les croisements s'effectuent au hasard à l'intérieur des sous-populations ; les sous-populations ont atteint un état d'équilibre avec les forces de sélection et de migration.

En réalité, chacune de ces hypothèses appelle des réserves dans le cas qui nous occupe. Néanmoins les déductions spéculatives que permettent les théories mathématiques de la génétique des populations ne sont pas dépourvues d'intérêt. Elles ont l'avantage de suggérer une voie d'interprétation des phénomènes de la sélection naturelle.

Dans l'hypothèse où ces prémices seraient valables et en opérant sur le caractère de débourrement (dispositif Groenendaal-Florennes 1958-1963/64), nous trouvons les variances estimées suivantes entre les sous-populations correspondant aux territoires écologiques et entre les familles :

$$\hat{\sigma}^2_s = 0{,}00458 \ (50{,}55\ \%) \text{ et } \hat{\sigma}^2_f = 0{,}00448 \ (49{,}45\ \%)$$

(voir analyse de la variance hiérarchisée n° 8, tableau général p. 109).

En suivant Falconer, D. S. (1960) et Stern, K. (1961), on peut se faire une idée de divers paramètres tels que le coefficient de consanguinité et l'intensité de la sélection naturelle.

Si la variance génétique due aux effets additifs des gènes est $\sigma^2 A$, la variance estimée entre les sous-populations correspondant aux territoires écologiques lorsque le coefficient de consanguinité est F, est $2F\ \sigma^2 A = 0{,}00458$; entre les familles à l'intérieur des sous-populations, elle est $(1 - F)\dfrac{\sigma^2 A}{4} = 0{,}00448$.

L'estimation de la variance additive à l'intérieur des sous-populations correspondant aux territoires écologiques, non corrigée de la consanguinité est égale à $0{,}00448 \times 4 = 0{,}01792$. Cette même variance après correction pour la consanguinité ($\hat{\sigma}^2 A$) est égale à 0,020203 ; la variance non corrigée est donc trop basse de 11,3 %.

D'autre part, l'estimation du coefficient de consanguinité ($\hat{F}$) est de 0,113. Cette valeur mesure en quelque sorte le degré de différenciation génétique entre les sous-populations correspondant aux territoires écologiques.

Nous pouvons également nous faire une idée de l'intensité avec laquelle la sélection naturelle a agi à condition que l'on puisse admettre que les sous-populations étudiées se trouvent bien en état d'équilibre avec les facteurs de migration et de sélection.

Nous avons calculé que l'ajustement clinal de la thermophilie de débourrement s'élevait à - 0,05 stade logarithmique pour une différence de 1° C dans la température du sol (- 50 cm) dans le milieu de sélection le 10/4/1961. Si l'on fait la supposition purement théorique que le changement des moyennes des sous-populations ait pu se réaliser en une seule génération, cette différence entre les moyennes devient la réponse à la sélection (R = - 0,05 pour 1° C). Or $R = ih\sigma A$ (i = intensité de la sélection, h = héritabilité, $\sigma A = \sqrt{0{,}020203} = 0{,}142$) (*fig.* 7 et 8).

Il ne paraît pas invraisemblable que h (débourrement) ne soit pas trop éloigné de 1 ; si l'on suppose h = 1, dès lors, $\hat{\imath} = -0{,}352$.

On sait d'autre part que $i = \dfrac{z}{p}$ et que la courbe de distribution pour le caractère de débourrement est logarithmo-normale (p = proportion des sujets sélectionnés, soit sujets au-delà du point d'intersection auquel correspond l'ordonnée de valeur z).

Le graphique dans FALCONER, D. S., 1960, p. 193, permet d'évaluer, dans l'aire de la courbe logarithmo-normale, la proportion des individus qui devraient être sélectionnés en une seule opération pour modifier les sous-populations.

Différence de température du sol (- 50 cm)	*Proportion à sélectionner en une seule opération*
1° C	80 %
2° C	55 %
3° C	35 %

Ainsi donc pour modifier en une seule opération de sélection une sous-population de Brabant-Soignes en une sous-population correspondant à celle de Gaume-Jamoigne, pour le seul caractère de la thermophilie de débourrement, il conviendrait de sélectionner environ 40 % des individus.

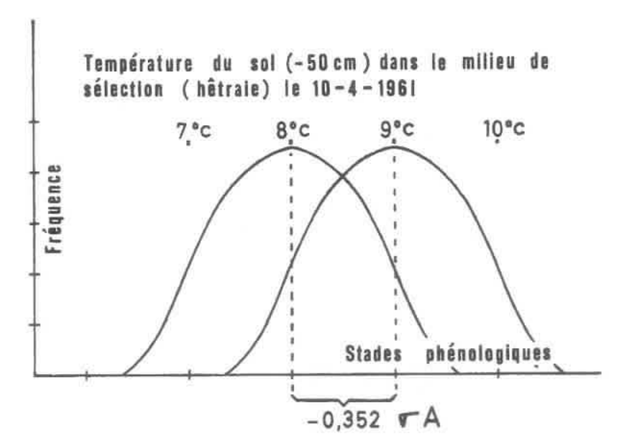


Fig. 7.

Variation clinale de la thermophilie de débourrement. Changement de la moyenne des sous-populations s'élevant à - 0,352 σ A pour 1° C dans le sol à - 50 cm dans le milieu de sélection, le 10/4/1961 (prédébourrement).

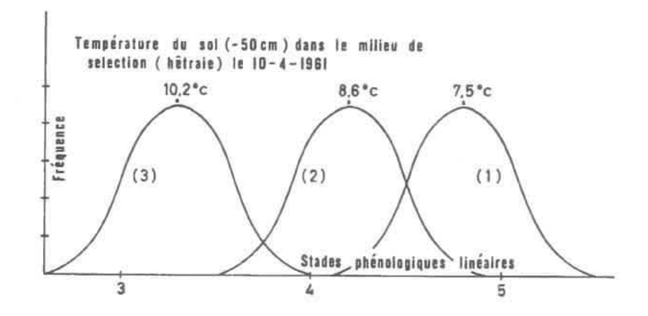


Fig. 8.

Ajustement sélectif de la thermophilie de débourrement exprimé par la phénologie dans le dispositif expérimental (Groenendaal) le 11/5/1963. Température du sol (- 20 cm) : 10,5 à 11,0° C. Ajustement : - 0,55 stade phénologique linéaire ou - 0,05 stade log. pour 1° C.

(1) Sous-population Gaume-Jamoigne.

(2) Sous-population Moyenne Ardenne.

(3) Sous-population Brabant-Soignes.

11. — *Conditions thermiques stationnelles, débourrement printanier des hêtraies et génotypes.*

En possession de l'information relative au caractère de thermophilie des génotypes, il convient maintenant d'établir les grandes lignes de leurs comportements respectifs dans leurs milieux d'origine au moment du débourrement printanier. En fait, nous avons affaire avec deux variables qui, mises en présence, réagissent pour donner l'expression phénologique du phénomène de feuillaison. Nous avons d'une part les conditions thermiques stationnelles du prédébourrement et de la feuillaison variant au cours de la même année sur le gradient géographique considéré, et d'autre part le seuil physiologique thermique de débourrement diversifié au niveau génotypique à travers les différentes sous-populations.

Afin d'approcher le phénomène, des taxations de débourrement de hêtraies ont été exécutées durant les journées des 8, 9, 11 et 14 mai 1962. Plus d'une centaine de hêtraies ont été visitées rapidement et taxées sous le rapport du débourrement en parcourant en voitures des transects nord-sud à travers le centre et le sud de la Belgique. En même temps, des températures ont été mesurées dans le sol à diverses profondeurs.

Les résultats de ces observations sont repris dans le tableau 9.

L'interprétation des relations entre le régime thermique stationnel, le débourrement des hêtraies à une date précise et les caractères de leurs génotypes sous le rapport de la thermophilie s'exprime dans la figure 9.

On remarque immédiatement que la courbe du thermisme édaphique (1) traduit bien les régimes particuliers des secteurs écologiques. D'autre part, la courbe des stades phénologiques moyens des hêtraies (2) suit les variations du thermisme stationnel. On notera que les vallées supérieures jouissent d'un écoclimat printanier remarquablement froid et que les hêtraies y sont particulièrement tardives à débourrer.

D'autre part, la courbe (3) (calculée par l'équation de régression) indique le stade phénologique théorique dans lequel se trouverait une sous-population macrotherme (type Brabant). Cette courbe représente en fait le stade phénologique atteint dans les différents secteurs écologiques, si aucun phénomène de micro-évolution n'avait diversifié des sous-populations particulières aux différents milieux. On voit que dans de pareilles conditions, les hêtraies ardennaises, à la date 8-14 mai 1962, n'auraient guère encore amorcé leur débourrement et dans les vallées supérieures, le phénomène ne serait pas encore commencé.

La surface limitée par cette dernière courbe (3) et celle du débourrement effectif des hêtraies (2), mesure en quelque sorte

l'adaptation génétique des sous-populations diverses à leurs milieux respectifs.

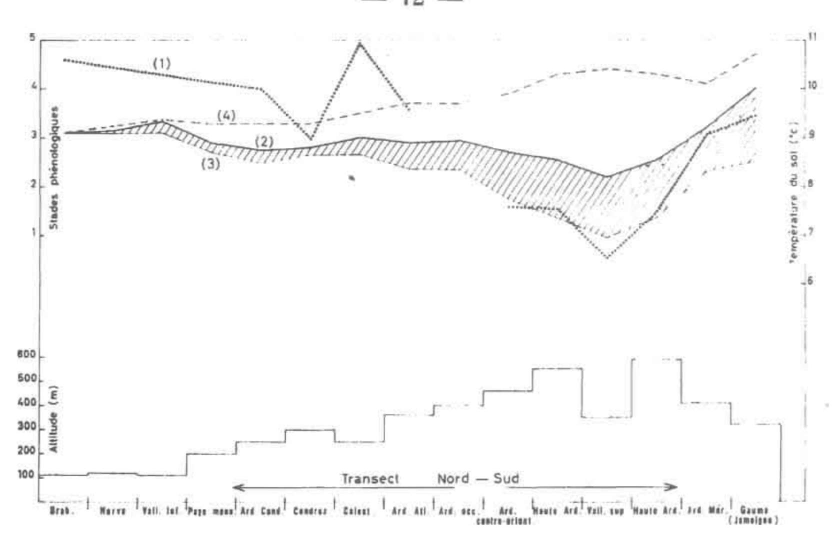
Tableau 9. — *Régime thermique stationnel et débourrement printanier des hêtraies du 8 au 14/5/1962.*

Secteurs écologiques	Temp. du sol à - 30 cm (°C)	Nombre de peuplements observés	Stade moyen de débourrement printanier
Brabant	10,6	2	3,1
Pays de Herve	—	1	3,2
Vallées inférieures du bassin mosan	—	4	3,3
Pays meusien	—	3	2,9
Ardenne condrusienne	10,0	6	2,8
Condroz	9,0	7	2,8
Calestienne	11,1	3	3,1
Ardenne atlantique	9,3	14	2,8
Ardenne occidentale	9,3	16	3,0
Ardenne centro-orientale	7,6	18	2,7
Haute Ardenne	7,5	13	2,5
Vallées supérieures du bassin mosan moyen	6,5	8	2,2
Ardenne méridionale	9,1	11	3,2
Gaume		5	4,0
		111	

L'adaptation tend donc à réduire, sous le rapport de la photosynthèse, le vacuum écologique que représente la dernière partie de la saison hors feuille. D'autre part, l'adaptation génécologique diminue dans une large mesure la variabilité de la date du débourrement printanier, laquelle devient de ce fait plus étroite que celle du régime édapho-thermique printanier.

Quant à la courbe (4), elle représente le stade phénologique (8 au 14/5/1962) des diverses sous-populations supposées implantées dans un dispositif expérimental situé dans le secteur du Brabant. Elle traduit les positions phénologiques relatives telles qu'elles s'établissent dans nos dispositifs expérimentaux de Florennes (1953-1956) et Florennes-Groenendaal (1958-1963/64).

Tout ce raisonnement suppose que les sous-populations ardennaises actuelles de hêtre sont issues de sous-populations macrothermes anciennes. Cette hypothèse ne paraît pas invraisemblable. En effet, MULLENDERS, W. et ses collaborateurs ont montré dans un ensemble fort représentatif d'analyses palynolo-



(1) …………………	Température du sol à - 30 cm les 8 et 9/5/1962.
(2) ————	Stade phénologique moyen des hêtraies les 8, 9, 11, 14/5/1962.
(3) ————	Stade phénologique théorique les 8 et 9/5/1962, d'une unique sous-population macrotherme (type Brabant) supposée distribuée sur le gradient géographique (calculé d'après l'équation de régression).
(4) – – – – – –	Stade phénologique théorique (8 et 9/5/1962) des sous-populations âgées de 5 ans supposées réunies dans un dispositif expérimental soumis aux conditions écologiques du secteur du Brabant.
//////////	Adaptation génétique des sous-populations diverses par rapport à la sous-population macrotherme (type Brabant).

Fig. 9.

Régime thermique stationnel et débourrement printanier des hêtraies du 8 au 14/5/1962 (1 et 2) (Transect Brabant-Gaume).

Adaptation génécologique des sous-populations sous le rapport de la thermophilie (3 et 4).

giques que, sur les sommets de l'Ardenne durant la période atlantique (soit - 5 000 à - 2 000 ans avant J.-C.), le hêtre figurait déjà à l'état subordonné dans le *Quercetum mixtum*. Il s'agissait sans doute à ce moment de sous-populations de hêtre de type

macrotherme, tout comme les autres composants de la chênaie mélangée riche en *Tilia*. On peut concevoir que ces dèmes locaux ont évolué sur place en adaptant leurs génotypes aux fluctuations du climat subboréal d'abord (- 2 000 ans) et subatlantique ensuite (début - 800 ans), époque à laquelle la hêtraie devient dominante et continue dans le paysage jusqu'à nos jours.

CHAPITRE III

ASPECTS MORPHOLOGIQUES, CROISSANCE ET PÉRIODE DE VÉGÉTATION

ARTICLE PREMIER

La variabilité de la feuille

1. — *Généralités.*

A notre connaissance, peu d'auteurs se sont attachés à l'étude de la variabilité des caractères de la feuille du hêtre. Nous avons déjà signalé dans le chapitre consacré à l'étude phénotypique des hêtraies que, dès 1876, EBERMAYER avait remarqué une ample variabilité de la surface moyenne des feuilles, entre les différentes sous-populations.

De notre côté, nous nous sommes efforcé d'analyser un certain nombre de caractères structuraux et morphologiques du limbe foliaire : longueur, largeur, rapport longueur/largeur, surface, bord du limbe.

A priori, il apparaissait que les caractères structuraux avaient plus de chances de posséder une héritabilité élevée que les caractères élémentaires. En conséquence il existait une présomption raisonnable de pouvoir étudier avec plus de succès la systématique des sous-populations au moyen des éléments structuraux, qu'à l'aide des données unidimensionnelles.

1) *Dispositifs.* — Nous avons analysé ces principaux caractères sur nos dispositifs de Florennes (1953-1956), Florennes (-Groenendaal) (1958-1963/64). Nous avons également vérifié certaines relations sur du matériel de comparaison récolté en Ardenne (Monceau-Ronchis).

2) *Echantillonnage.* — L'échantillonnage a été effectué en tenant compte des considérations suivantes. Il apparaît que les

dimensions des feuilles sur le même matériel végétal (familles ou sous-populations) varient avec l'âge. Les jeunes plants jusqu'à 4 ou 5 ans ne présentent pas des feuilles aussi développées que des plants de 10 ans ou des arbres adultes. En outre, il convient de ne mettre en comparaison que des feuilles d'une seule et même année, les variations climatologiques annuelles pouvant avoir une certaine influence sur leurs dimensions moyennes. De plus on diminue la variabilité de la distribution en limitant la récolte des feuilles à un niveau déterminé de la cime. Nous avons récolté au niveau des deux derniers faisceaux de rameaux (pseudo-verticilles).

Tenant compte de ces considérations, nous avons échantillonné dans les rameaux supérieurs latéraux âgés de 1 ou 2 ans.

Dans le dispositif de Florennes (1953-1956), nous avons récolté en automne 1962 dans chaque parcelle, au hasard, trois échantillons composés chacun de dix feuilles × douze plants, soit cent vingt feuilles.

Dans le dispositif de Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), nous avons pris dans chaque famille ou sous-population, quatre échantillons composés chacun de cinquante feuilles prises à la base de un ou deux rameaux latéraux supérieurs à raison de deux ou trois feuilles par individu (pris fin de l'été 1963).

A Monceau-Ronchis (Moyenne Ardenne), l'échantillonnage des feuilles a porté sur quatre parcelles de hêtres de Brabant-Soignes (planté) et sur trois groupes de semis naturels (sous-population autochtone) de même développement que celui de la plantation. Les échantillons étaient composés de cent vingt feuilles (dix feuilles par et sur douze individus pris au hasard : récoltées dans le faisceau supérieur des rameaux).

2. — *La longueur du limbe.*

a. — Méthodologie.

Dans chaque échantillon, on a mesuré la longueur au millimètre près de tous les limbes et tiré la moyenne ; en outre, on a retenu les cinq plus grandes mesures dont on a calculé la moyenne, soit la longueur moyenne des cinq plus grands limbes de l'échantillon.

Nous avons retenu les plus grands limbes, à côté de la moyenne générale de l'échantillon, pour les raisons suivantes. En effet, dans un échantillon, se trouvent le plus souvent des limbes anormalement constitués ; il s'agit essentiellement de feuilles qui ont subi un traumatisme au stade infantile (insectes, gel, etc...), ce qui a entravé leur développement complet. La moyenne générale calculée en tenant compte de ces limbes amputés apparaît

mal assurée. L'élimination reste une opération arbitraire. C'est la raison pour laquelle nous avons également travaillé avec la longueur moyenne des plus grandes feuilles.

Nous nous sommes attaché au dispositif de Florennes (-Groenendaal) (1958-1963/64). (Pépinière Groenendaal, été 1963). L'analyse de la variance hiérarchisée a été réalisée tant sur les moyennes générales des familles half-sib que sur la longueur moyenne des cinq plus grands limbes. Elles sont reprises sous les n°s 10 et 11 (tableau général p. 109) (vingt-trois familles half-sib, six populations, trois territoires écologiques).

On remarque qu'aucune différence significative n'apparaît dans les deux tests, si ce n'est entre les familles half-sib pour ce qui concerne la longueur moyenne totale des limbes. Nous reviendrons plus tard sur l'interprétation, lorsque nous prendrons en considération le caractère surface du limbe.

b. — Relation longueur/surface du limbe.

Nous nous sommes efforcé de vérifier la nature de la relation entre la longueur et la surface du limbe. Ce rapport exprime en somme un aspect structural de la feuille, qu'il convenait d'approcher.

Nous avons calculé les coefficients de corrélation pour deux familles half-sib du Brabant-Soignes et une famille de Jamoigne dans le dispositif Florennes-Groenendaal 1958-1963/64.

Les coefficients de corrélation sont respectivement :

Brabant-Soignes	famille P29 : $r = +0{,}953$ ***	$N = 37$
Brabant-Soignes	famille P4 : $r = +0{,}919$ ***	$N = 19$
Jamoigne	famille P63 : $r = +0{,}86$ ***	$N = 40$

Ces coefficients de corrélation sont tous très hautement significatifs et très élevés. Il y a donc une très bonne relation entre la longueur et la surface du limbe et il ne serait point dépourvu d'intérêt de poursuivre les mesures et les analyses avec l'objectif d'établir si la relation ne varie pas entre les familles half-sib.

c. — Surface du limbe.

Les analyses de variance effectuées sur la longueur moyenne des limbes et sur la longueur des cinq plus grands limbes ont montré précédemment que les différences respectives entre les territoires écologiques, entre les sous-populations dans un même territoire et entre les familles half-sib d'une même sous-population n'étaient pas significatives sauf en ce qui concerne les moyennes des familles dans le dispositif de Florennes 1953-1956.

D'autre part, nous avons trouvé un coefficient de corrélation élevé et très hautement significatif entre la longueur et la surface des limbes. Il y a donc une grande probabilité pour que les différences dans les surfaces de limbes entre les territoires et entre les sous-populations d'un même territoire se comportent de même.

On ne peut néanmoins négliger de souligner le fait que dans le dispositif de Florennes, les familles half-sib ont des valeurs moyennes significativement différentes entre elles. Il existe donc une tendance selon laquelle la longueur et corrélativement la surface des limbes aient une certaine, mais faible héritabilité.

a) Méthodologie. — La surface du limbe a été établie par planimétrie directe, le limbe étant pincé entre deux lamelles transparentes.

b) Surface moyenne générale. — L'effectif de l'échantillon nécessaire à l'établissement de la moyenne générale a été arrêté à cinquante, après avoir vérifié que la moyenne calculée à partir de cet effectif ne différait pas sensiblement des moyennes calculées successivement sur deux cents et cent limbes.

c) Surface moyenne des cinq plus grands limbes. — Les dix plus grands limbes de l'échantillon ont d'abord été sélectionnés au juger dans l'échantillon bien dispersé sur table. Les dix limbes ont été planimétrés et on a retenu les cinq plus grandes valeurs dont on a calculé la moyenne.

d) Normalité des populations de feuilles. — Nous nous sommes efforcé de vérifier la normalité des populations de feuilles récoltées selon la méthode exposée plus haut, c'est-à-dire au niveau supérieur des plantes (rameaux latéraux des deux dernières années).

Dans une sous-population de Brabant-Soignes composée de neuf familles, un effectif de quatre cent cinquante feuilles (cinquante par famille) a accusé une distribution des surfaces des limbes s'écartant de la normalité. La courbe de fréquence s'étend de la classe 3 cm^2 à la classe 47 cm^2 avec un maximum de fréquence dans la classe 15 cm^2. La courbe est donc manifestement décalée vers les classes supérieures.

D'autres vérifications nous ont amené à la même conclusion : les distributions ne peuvent pas être considérées comme normales.

e) Mesure des surfaces des limbes. — Nous présentons dans le tableau 10, les différentes valeurs moyennes que nous avons obtenues pour les peuplements parentaux (voir chapitre I, aspects phénotypiques, caractère de la feuille).

Deux conclusions apparaissent à la lecture du tableau 10. En premier lieu, il résulte des dispositifs ayant des âges différents

Tableau 10. — *Surface moyenne générale des limbes et surface moyenne des cinq plus grands limbes (cm²).*

Territoire écologique	Phénotypes; peuplements parentaux. Surface moyenne des cinq plus grandes feuilles (automne 1962)	Dispositif Florennes 1953-1956 (plants âgés de 9 ans)			Dispositif de Florennes 1958-1963/64 (plants âgés de 5 ans)		
		Surf. moyenne générale (autom. 1962)	Ecart-type	Surf. moyenne des cinq plus grands limbes (autom. 1962)	Surf. moyenne générale (été 1963)	Ecart-type	Surf. moyenne des cinq plus grands limbes (été 1963)
Brabant (Soignes)	38,8	17,45	5,72	38	13,36	3,04	19
Moyenne Ardenne	31,2	16,43	5,30	32	10,09	3,49	17
Haute Ardenne	30,3	15,72	4,93	27	10,24	2,88	16
Jamoigne (Charmois)	30,6	17,94	5,97	34	11,76	2,61	18

(5 et 9 ans) que la surface des limbes y est manifestement différente pour des matériels génétiques issus des mêmes populations parentales.

On accepterait difficilement que des écarts aussi considérables (allant du simple presque jusqu'au double) soient imputables au fait qu'il s'agit d'années de végétation différentes.

Il apparaît plutôt que les jeunes hêtres ne portent des feuilles de dimensions comparables à celles des parents adultes qu'à partir de l'âge de 9 à 10 ans.

En second lieu, on observe que les dimensions des cinq plus grandes feuilles obtenues dans le dispositif de Florennes 1953-1956 âgé de 9 ans, sont assez voisines de celles calculées sur les échantillons récoltés dans les peuplements parentaux. La sous-population de Brabant occupe une situation très distante des autres du sud de la Belgique. D'autre part l'ordre général de classement reste sensiblement le même : Brabant, Moyenne Ardenne et Jamoigne, Haute Ardenne.

Une certaine héritabilité des caractères dimensionnels du limbe reste donc dans le domaine des possibilités et il sera nécessaire de tester à l'avenir cette éventualité sur un matériel expérimental approprié.

d. — Relations entre la structure du limbe et l'altitude de la station d'origine.

a) Dimensions du limbe et milieu d'origine. — Le problème de la variabilité de la forme du limbe en rapport avec le milieu d'origine a été abordé de la manière suivante.

Nous avons établi les corrélations entre les caractères métriques du limbe et l'altitude.

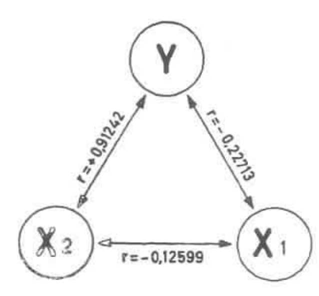
Les coefficients de corrélation sont les suivants (dispositif de Florennes-Groenendaal 1958-1963/64) (N = 23) :

r largeur/altitude = — 0,12599 NS
r longueur/altitude = — 0,22713 NS
r largeur/longueur = + 0,91242 ***

On remarque que les deux coefficients liant l'altitude sont négatifs et non significatifs. Il semble donc exister une faible tendance non significative dans notre matériel, à ce que les dimensions des feuilles diminuent avec l'altitude du lieu d'origine.

Une liaison entre la variabilité de la structure du limbe (rapport longueur/largeur) et l'altitude peut être analysée par l'établissement des corrélations partielles.

La liaison se schématise comme suit :



Y = longueur du limbe.

X1 = altitude du lieu d'origine.

X2 = largeur du limbe.

Le coefficient de corrélation entre la longueur du limbe (Y) et l'altitude (X1) pour la largeur constante du limbe (X2) le rend indépendant de X2.

Le coefficient rYX1,X2 est égal à - 0,68051 **.

Pour une même valeur de la largeur, la longueur du limbe est corrélée à l'altitude avec une intensité de - 0,68051. Nous avons donc ici la preuve que la variabilité d'une structure peut être génétiquement conditionnée et qu'elle subit l'impact de la sélection naturelle. A largeur égale, la longueur du limbe diminue de manière significative avec l'augmentation de l'altitude.

b) Variabilité du rapport diamétral (longueur/largeur). — Le rapport diamétral du limbe est un caractère de structure qu'il a paru intéressant d'analyser statistiquement.

En effet, il est encore peu d'exemples connus d'une variabilité de structure qui soit génétiquement conditionnée. Nous avons calculé, en prenant l'hypothèse d'un modèle mixte, une analyse de covariance hiérarchisée sur la longueur (L) et la largeur (l) du limbe pour le dispositif de Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), selon la méthode exposée par Guenther, W. C. (p. 161).

Quatre familles par territoire écologique ont été tirées au hasard. Quatre échantillons ont été pris par famille et les valeurs représentent les moyennes des cinq plus grandes feuilles.

La rubrique n° 12 du tableau général p. 109 donne les résultats des analyses hiérarchisées de variance et de covariance.

On constate que lorsque l'on considère séparément les caractères métriques longueur et largeur, les différences d'un territoire écologique à un autre ne sont pas significatives au niveau des familles surtout en ce qui concerne la largeur.

Par contre, l'analyse de covariance montre que la valeur corrigée de la longueur, donc rendue indépendante de la largeur, varie de manière significative d'un territoire écologique à un

autre. Cette même valeur est d'autre part non significative au niveau des familles.

Il paraît donc bien exister une structure des feuilles conditionnée génétiquement au niveau des territoires écologiques. Nous avons ainsi affaire avec une variabilité de caractère structural codé dans le patrimoine génétique.

c) Bord du limbe. — Les caractères du bord du limbe foliaire n'ont guère attiré l'attention jusqu'ici. On décrit le plus souvent le limbe comme étant aigu au sommet, généralement entier, sinueux, quelquefois denté.

Nous nous sommes attaché à analyser de plus près le bord du limbe et notamment son caractère denté. Il est apparu de suite que les dents axées sur les grosses nervures latérales accusaient une très large variabilité. Nous avons même découvert dans une sous-population originaire du Jura français, en dehors de notre expérience, un individu dont les feuilles suborbiculaires présentaient un bord découpé et lobé dans la partie inférieure (*fig.* 1).

Dans notre dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), nous avons distingué trois types : feuille non dentée et seulement sinueuse, feuille légèrement dentée, feuille très fortement dentée.

L'échantillonnage a été réalisé en récoltant en juillet 1963, une seule feuille par individu choisie à la base de la pousse terminale. Quatre échantillons de trente à cinquante feuilles ont été récoltés au hasard dans chacune des familles half-sib. Un échantillonnage préalable de cinquante feuilles prises sur un seul individu a montré que le type de denture variait peu à l'intérieur d'un même individu.

Une première analyse de variance a révélé que le niveau sous-population à l'intérieur des secteurs écologiques ne présentait pas de différences significatives.

L'analyse de variance ne retenant que deux niveaux est présentée sous le n° 13 (tableau général p. 109).

Les estimations des composants de variance (en pour-cent de la variance génétique totale) entre les familles half-sib et entre les territoires écologiques se présentent comme suit :

$$\sigma_f^2 = 92\ \%$$
$$\sigma_s^2 = 8\ \%$$

C'est donc entre les familles à l'intérieur des sous-populations correspondant aux territoires écologiques que se concentre de loin la plus large part de la variabilité génétique du caractère « bord du limbe ». Néanmoins les ensembles de sous-populations correspondant aux territoires écologiques se différencient bien en ce qui concerne le caractère. Il est remarquable de constater que c'est essentiellement le territoire du Brabant (Forêt de Soignes)

qui présente des feuilles non ou peu dentées, tandis que les sous-populations ardennaises portent des limbes le plus souvent fortement dentés.

ARTICLE II

La disposition des bourgeons sur la pousse terminale

En étudiant la disposition des bourgeons sur la pousse terminale, notre objectif était d'analyser de plus près les aspects héréditaires de la structure des cimes et notamment de l'expression de la dominance apicale. Rappelons que nous avons décelé des différences appréciables entre les sous-populations de hêtre, pour ce qui concerne l'expression phénotypique de la structure des cimes. A ce propos nous étions arrivé à la conclusion qu'une certaine héritabilité pouvait exister, mais que le milieu exerçait une influence très largement prépondérante.

On pourrait songer à établir une certaine relation entre la structure des cimes et la disposition des bourgeons sur la pousse terminale dans le jeune âge. Divers auteurs ont attiré l'attention sur l'hypothèse de cette relation (SCHADELIN, W., 1942 ; KRAHL-URBAN, J., 1952-1953). Ces caractères seraient induits par des systèmes hormonaux régulateurs.

La méthode de cotation de la disposition des bourgeons a été basée sur l'échelle suivante :

Type 1 : premier bourgeon axillaire éloigné de 2 cm ou plus du bourgeon terminal ;

Type 2 : premier bourgeon axillaire de force subégale au bourgeon terminal et situé à moins de 2 cm de ce dernier mais sans le rejoindre ;

Type 3 : premier bourgeon axillaire plus fort que le terminal et situé à moins de 2 cm de ce dernier sans le rejoindre ;

Type 4 : deux bourgeons terminaux jointifs de force inégale ;

Type 5 : un bourgeon terminal entouré de deux bourgeons terminaux jointifs de force moindre ;

Type 6 : deux bourgeons terminaux jointifs de force égale.

Sur cette base quatre échantillons de trente à soixante individus ont été relevés par famille half-sib.

Dans notre dispositif de Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), les moyennes des familles et des sous-populations calculées par territoire génétique sont les suivantes au 16/5/1963 :

Secteur du Brabant (Forêt de Soignes) :	2,70
Secteur de la Moyenne Ardenne :	2,95

Secteur de la Gaume (Jamoigne) : 3,03
Secteur des Vallées Supérieures du Bassin mosan (Masblette) : 3,34

Une analyse de la variance à deux niveaux est donnée sous le n° 14 (tableau général p. 109). (Le niveau sous-population à l'intérieur des territoires s'est révélé non significatif.)

L'estimation des composants de variance exprimée en pourcents de la variance génétique additive totale est de :

$$\sigma_t^2 = 14{,}2 \ \%$$
$$\sigma_s^2 = 85{,}8 \ \%$$

Ainsi le niveau des ensembles de sous-populations correspondant aux territoires écologiques se réserve la plus grosse partie de la variance génétique du caractère « disposition des bourgeons sur l'axe terminal ». D'autre part, ce caractère varie avec les familles half-sib.

A Groenendaal, ce sont les familles appartenant au secteur du Brabant qui présentent les dispositions de bourgeons à priori les plus prometteuses au développement des cimes à branches moyennement grosses bien distribuées sur la tige. D'autre part, ce sont les familles issues des phénotypes les plus rectilignes et à cimes peu fourchues qui accusent le plus haut pourcentage de dispositions de bourgeons défavorables (vallées supérieures) (Jamoigne et Masblette).

L'empreinte de ce caractère semble donc à Groenendaal (Secteur du Brabant) se manifester dans l'ordre inverse de celui que l'on pourrait attendre en considérant les peuplements parentaux. La question qui se pose dès lors est celle de savoir si une interaction importante ne se manifeste pas entre le génotype et le milieu.

L'équipement expérimental Florennes-Groenendaal 1958-1963/64 comportant dorénavant un dispositif parallèle (c) à Elsenborn à 600 m d'altitude, permettra sans doute plus tard de donner une première réponse à cette importante question.

En attendant, nous nous sommes attaché à étudier ce même caractère à Monceau-Ronchis à 400 m d'altitude en comparant des sous-populations ardennaises autochtones et des sous-populations brabançonnes introduites artificiellement à côté des premières et sensiblement de même développement.

Huit échantillons dans chacune des deux sous-populations nous ont donné des moyennes respectives de 1,46 pour le hêtre ardennais et 2,18 pour le hêtre brabançon.

L'analyse de la variance se présente dans le n° 15 (tableau général p. 109).

Les différences de dispositions de bourgeons entre les deux sous-populations sont hautement significatives. Il apparaît donc

que, transposé dans le milieu ardennais, le hêtre brabançon ne se comporte plus comme lorsqu'il est cultivé dans son aire d'origine ; il accuse une disposition de bourgeons sur l'axe terminal beaucoup moins favorable à la formation d'une cime dont la structure traduit une forte importance de l'apex.

De même le hêtre ardennais dans son milieu se présente sous un phénotype dans lequel la dominance apicale est beaucoup plus développée que lorsqu'il est cultivé en plaine.

Il semble donc de plus en plus vraisemblable qu'une interaction génotype × milieu se manifeste pour ce qui concerne la disposition des bourgeons sur l'axe terminal. Ceci confirme ce que nous avons déduit dans le chapitre consacré à la structure des cimes des hêtraies de Belgique.

Nous pouvons d'ailleurs recouper dans une certaine mesure ces constatations en parcourant rapidement les cotations faites le 20/2/1961 au sujet de la forme générale des tiges dans le dispositif de Florennes 1953-1956. La forme moyenne des tiges de chaque famille ou sous-population a été cotée globalement selon l'échelle : très bonne, bonne, moyenne, mauvaise.

Nous avons obtenu pour le hêtre de Forêt de Soignes trois très bonnes et six bonnes formes, pour le hêtre moyen-ardennais trois bonnes et trois moyennes, pour celui de la Haute Ardenne, une mauvaise, pour le hêtre de Gaume y compris Jamoigne trois bonnes formes.

Ce classement de descendances cultivées en territoire atlantique ne reflète nullement le classement des structures de cime qui a été présenté dans le chapitre consacré aux aspects phénotypiques des hêtraies belges.

Il semble bien que la translocation de sous-populations en dehors de leur milieu de sélection s'accompagne de fortes interactions avec la nouvelle matrice écologique de développement, ce qui entraîne dans certains cas des formes défavorables au point de vue de l'utilisation économique des récoltes.

ARTICLE III

La périodicité saisonnière de l'allongement des axes Les pousses de Saint-Jean et d'août

En règle générale, la plus grande partie de l'allongement de l'axe principal chez le hêtre se produit de suite après l'éclosion du bourgeon terminal. Le temps de l'allongement dure quelques semaines. Chez les plantes âgées de plusieurs années, il se produit en été un arrêt d'allongement correspondant à la formation d'un bourgeon dormant, alors que les conditions écologiques paraissent toujours à priori favorables à la croissance.

Dans certains cas cet arrêt peut être définitif pour le cycle annuel de végétation. Cependant comme chez de nombreuses espèces ligneuses de région tempérée, la dormance du nouveau bourgeon peut se lever et la plante produit alors une nouvelle pousse (de la Saint-Jean). Le phénomène peut même se reproduire une deuxième et une troisième fois (pousses d'août), et il arrive alors qu'à l'automne une pousse à consistance herbacée couronne l'axe terminal. CHAMPAGNAT a étudié ce phénomène sur le chêne et a bien montré la périodicité saisonnière de l'allongement. Pour lui, la pousse de la Saint-Jean fait suite à une dormance estivale systhémique dont les mécanismes inducteurs restent encore mal compris.

La particularité pour certains individus de développer une pousse de la Saint-Jean présente une grande importance pratique. En effet, il arrive régulièrement que cet axe se lignifie insuffisamment et soit peu résistant aux froids hivernaux. Fréquemment le bourgeon terminal n'est qu'ébauché au moment de la cessation définitive de l'activité au seuil de l'hiver. La partie terminale de cette pousse souffre le plus souvent au cours de l'hiver, au printemps suivant la croissance s'accomplit à partir d'un ou de plusieurs bourgeons axillaires, ce qui donne naissance à une tige présentant des coudes ou des bifurcations. Le port du végétal est modifié.

Dans les développements comparés de divers génotypes chez les espèces forestières, la plupart des chercheurs ont noté des différences entre les sous-populations sous le rapport des pousses de la Saint-Jean.

BOUVAREL, P. (1962) a montré combien la fréquence des pousses de la Saint-Jean variait d'une provenance d'épicéa à une autre. Dans un dispositif installé à basse altitude, il a notamment établi une corrélation positive entre la fréquence et la longueur de la saison de végétation de la station d'origine, de même entre la fréquence et la hauteur des plants âgés de 4 ans.

En ce qui concerne le hêtre, KRAHL-URBAN, J. (1958) a observé que certaines sous-populations avaient plus que d'autres, la particularité de développer des pousses de Saint-Jean. Les raisons de ces comportements différents restent à analyser de manière approfondie.

Dans notre dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), nous avons fait un certain nombre d'observations sur les pousses de Saint-Jean, le 21/8/1963. Dans chaque parcelle de famille half-sib ou de sous-population, nous avons pris au hasard quatre échantillons de trente individus choisis parmi les plus grands et nous avons noté l'absence ou la présence de pousses de Saint-Jean.

Il est apparu immédiatement que les familles appartenant au secteur du Brabant (Forêt de Soignes) présentaient moins de

pousses de Saint-Jean que celles de Moyenne Ardenne et surtout celles de Gaume (Jamoigne).

Les valeurs obtenues ont été soumises à une analyse hiérarchisée de la variance, destinée à décomposer la variance entre les territoires écologiques et les familles. Elle est présentée dans le n° 16 (tableau général p. 109).

Les carrés moyens sont donc significatifs et très hautement significatifs au niveau des territoires écologiques et à celui des familles.

Les composants de la variance exprimés en pour-cents de la variance génétique totale (somme des composants pour les territoires écologiques et les familles half-sib) se présentent comme suit :

$\hat{\sigma}_s^2$ = 39,3 % (entre les ensembles de sous-populations correspondant aux territoires écologiques).

$\hat{\sigma}_f^2$ = 60,7 % (entre les familles à l'intérieur des ensembles de sous-populations correspondant aux territoires écologiques).

L'apparition des pousses de la Saint-Jean est donc contrôlée génétiquement aux deux niveaux familles et territoires.

Il apparaît en outre que ce sont les familles originaires des territoires les plus microthermes qui développent le plus grand nombre de pousses de la Saint-Jean, lorsqu'elles sont cultivées dans un milieu macrotherme.

On peut se demander s'il n'existe pas un rapport entre la précocité du débourrement et l'apparition des pousses de la Saint-Jean plus ou moins développées. Nous avons calculé deux coefficients de corrélation entre d'une part la vitesse du débourrement et d'autre part, la présence de pousses de la Saint-Jean et la fréquence de pousses ayant plus de 1 cm de longueur le 21/8/63.

Dans le cas de la présence pure et simple ($n = 24$), le coefficient de corrélation est de 0,32717 : NS et dans le cas de la longueur des pousses, $r = 0{,}6170$ ** ($n = 22$).

Il semble bien qu'il y ait une tendance à ce que ce soit les familles ou les populations les plus microthermes qui, croissant en territoire plus chaud que leurs stations d'évolution, développent le plus de pousses de la Saint-Jean et les moins aoûtées. Ces observations sont en opposition avec celles de la plupart des auteurs qui se sont penchés sur cette question. Nous avons dit plus haut que c'était généralement les sous-populations planitiaires ou de basses montagnes, donc relativement plus macrothermes, qui avaient tendance à former le maximum de pousses de la Saint-Jean.

La question de la fréquence des pousses de la Saint-Jean et d'août chez le hêtre devra donc faire l'objet de recherches plus

approfondies pour permettre d'éclairer mieux cet important problème.

ARTICLE IV

La précocité de coloration automnale des feuilles

La précocité de coloration automnale des feuilles est en réalité un caractère important qui pourrait être pris en considération, notamment pour estimer grossièrement la fin de la période de photosynthèse. Malheureusement ce caractère s'avère difficile à saisir et à coter quantitativement. La coloration des feuilles peut déjà commencer très tôt en été dans les régions marginales des feuilles, dans certaines parties de la cime, notamment au cours d'années sèches. Oculairement, ces colorations ne se séparent guère des virages de teintes qui caractérisent la fin de la période de végétation à l'automne. Une continuité s'établit entre les feuilles rousses de l'été et la coloration automnale. Le phénomène devient dès lors beaucoup plus difficile à mesurer que celui du débourrement.

En ce qui concerne le hêtre, KRAHL-URBAN, J. (1958) a observé de bonnes différences de dates entre les mêmes provenances répétées dans des stations de culture différentes, de même qu'entre des ensembles de sous-populations appartenant à des territoires écologiques différents.

La précocité de la coloration automnale des feuilles est donc liée au lieu de culture, à la climatologie de l'année ainsi qu'au patrimoine génétique du matériel vivant.

Au cours de nos recherches, nos observations se sont limitées au dispositif de Florennes 1953-1956, à la date du 21/11/1961.

Nous avons taxé par un jugement d'ensemble, la coloration générale individuelle sur trois classes : roux, vert foncé (virage), vert. Le nombre d'individus cotés a varié de cent trente-cinq à trois cents par parcelle.

Dans l'ensemble, il apparaît bien que ce sont les familles appartenant au territoire écologique du Brabant qui conservent le plus longtemps des feuilles vertes à l'automne. Les familles et les sous-populations de Gaume (Jamoigne) sont celles qui accusent la plus grande précocité de coloration automnale.

Les constatations sont confirmées par des observations que nous avons pu faire à Monceau-Ronchis sur des plantations de hêtres originaires du Brabant (Forêt de Soignes) au début de janvier 1964, nous avons pu relever que les hêtres originaires du Brabant d'une dizaine d'années accusaient une très forte marcescence et qu'un bon nombre de feuilles présentaient toujours à cette date des zones centrales encore vertes où les pigments

chlorophylliens restaient en apparence encore abondants. Par contre les jeunes semis naturels des hêtraies autochtones contiguës avaient abondamment jeté leurs organes foliacés. Ceux qui étaient toujours adhérents aux rameaux ne présentaient aucune trace de chlorophylle.

Il apparaît donc que les hêtres brabançons planitiaires thermophiles, et à longue période de fonctionnement chlorophyllien, une fois transposés en climat submontagnard, non seulement débourrent tardivement au printemps, mais prolongent leur période de feuillaison au-delà de ce que tolère une plus courte saison de végétation ardennaise. De ce fait, les feuilles prennent mal la coloration automnale et restent fortement adhérentes à leurs rameaux pendant l'hiver. Le risque de subir des dégâts de neige collante est manifestement accrû.

1. — *Chute automnale des feuilles.*

L'évaluation quantitative de la chute des feuilles paraît plus difficile encore que celle de la coloration. En effet de multiples facteurs temporaires et locaux influencent le détachement des organes foliacés : gel, pluie, coup de vent, etc. Néanmoins la marcescence est un caractère juvénile très marqué chez le hêtre.

Nous tenons pour le dispositif de Saint-Hubert (1956-1962) une cotation faite dans la pépinière de Groenendaal le 16/11/1961.

On remarque immédiatement que ce sont les sous-populations atlantiques de basse altitude (Brabant) qui conservent leurs feuilles le plus longtemps à l'automne. Les sous-populations baltes semblent jeter leurs feuilles plus tôt que celles du Brabant ; les hêtres ardennais sont plus rapidement dénudés que les premiers.

2. — *Corrélation débourrement et coloration automnale des feuilles.*

Nos observations sur le dispositif de Florennes (1953-1956) nous permettent de vérifier s'il existe une corrélation entre la précocité du débourrement printanier et celle de la coloration automnale des feuilles. Le coefficient de corrélation calculé après transformation angulaire du pourcentage d'individus à feuilles encore vert foncé le 21/11/1961 (coloration automnale) est de - 0,59457 (très hautement significatif).

Ainsi les familles half-sib et les sous-populations à débourrement hâtif, c'est-à-dire microthermes, accusent des colorations automnales de feuilles plus précocement que les sous-populations plus exigeantes sous le rapport du régime thermique printanier.

Les sous-populations ou familles mésothermes ont donc toute leur période de végétation décalée dans le temps sur celle des

ensembles microthermes. Les familles half-sib microthermes commencent tôt au printemps et cessent de fonctionner tôt à l'automne. Les coordonnées de la photopériode sont donc différentes d'une famille ou d'une sous-population à une autre. Ces différences peuvent atteindre trois quarts d'heure au printemps et une heure à la fin de l'été.

ARTICLE V

La durée de l'allongement axial

Outre la vitesse de débourrement printanier, la plupart des auteurs considèrent la vitesse de l'aoûtement exprimé par la formation du bourgeon terminal, comme un phénomène important de la vie rythmée des plantes.

Bouvarel, P. (1961) a bien étudié l'aoûtement de diverses provenances françaises d'épicéa. Il a utilisé une méthode de cotation basée sur la proportion de plants ayant formé un bourgeon à des dates échelonnées dans le temps (juillet à septembre). Il calcule de la sorte la vitesse moyenne de l'aoûtement, qui s'est révélée significative du comportement des provenances. La date de l'aoûtement lui est apparue corrélée avec les vitesses de croissance, de même qu'avec la longueur de la saison de végétation de la station d'origine.

Stern, K. (1961-1964) a également fait de nombreuses observations sur ce caractère et il calcule les covariances débourrement/aoûtement.

D'une manière générale, il apparaît que la variabilité de la date d'aoûtement est en relation avec le matériel génétique. Les clones de *Populus trichocarpa* de provenances méridionales, déplacés vers le nord, s'aoûtent plus tard que ceux issus de plus hautes latitudes (Pauley et Perry).

Bouvarel, P. (1961) a montré que les provenances d'épicéa à longue saison de végétation sont celles qui s'aoûtent le plus tard, et que les provenances montagnardes et à climat rude s'aoûtent plus tôt que les sous-populations de basse altitude.

1. — *La durée de l'allongement axial entre le débourrement et l'aoûtement.*

Méthodologie.

En ce qui concerne le hêtre, nous nous sommes efforcé d'établir une méthode apte à calculer dans nos dispositifs la durée de l'allongement axial, c'est-à-dire le temps écoulé entre le débourrement et la date moyenne de l'aoûtement. Ce temps ne

correspond pas à une période de végétation proprement dite, étant donné que la plante reste feuillée après la formation du bourgeon terminal, durant plusieurs semaines pendant lesquelles le bilan photosynthèse/respiration est probablement encore positif.

Pour le calcul de la durée de fonctionnement exprimée en jours, nous avons admis comme début théorique de fonctionnement chlorophyllien, la date à laquelle les plantes étaient parvenues au stade final du débourrement (stade 6). Cette date a été obtenue de la manière suivante.

Durant le printemps 1963, il a été calculé qu'entre deux cotations de débourrement à plusieurs jours d'intervalle, la vitesse moyenne de débourrement pour l'ensemble du dispositif était de un demi-stade pour deux jours et demi.

Nous avons construit des abaques permettant de déduire la date théorique du stade 6 à partir de n'importe quelle cotation phénologique. Ces abaques sont tirées sur un système de coordonnées ayant en abscisse les dates et en ordonnées les stades phénologiques de 1 à 6 exprimés logarithmiquement. Cette dernière échelle s'est justifiée après avoir reconnu la logarithmo-normalité du caractère de débourrement printanier.

Quant à la date moyenne de l'aoûtement, elle a été déterminée de la manière suivante. A trois dates échelonnées de manière appropriée, nous avons coté l'absence ou la présence de bourgeons dormants ou de pousses de la Saint-Jean. De plus en même temps, nous avons noté la longueur des pousses de Saint-Jean selon trois classes (moins de 1/2 cm, entre 1/2 et 1 cm, plus de 1 cm). Les cotations ont été faites sur quatre échantillons de trente plantes et les fréquences respectives ont été calculées. Ces données ont permis d'établir la vitesse moyenne journalière de cessation de l'allongement, en prenant les deux dernières cotations comme bases de calcul.

$$\text{Vitesse moyenne/jour} = V = \frac{a3 - a2}{n}$$

a3 et a2, stades logarithmiques moyens aux jours de cotation, n = nombre de jours séparant les deux cotations.

Pour connaître la date théorique à laquelle les plantes atteindraient le stade n° 3 (pousses de plus de 1 cm), nous avons appliqué la formule suivante :

$$n = \frac{(\log 3 = 0{,}47712) - a2}{V}$$

La durée de l'allongement axial a été arbitrairement choisie comme étant le nombre de jours écoulés entre la date théorique atteinte par le stade de cessation n° 3 (pousse de Saint-Jean de plus de 1 cm).

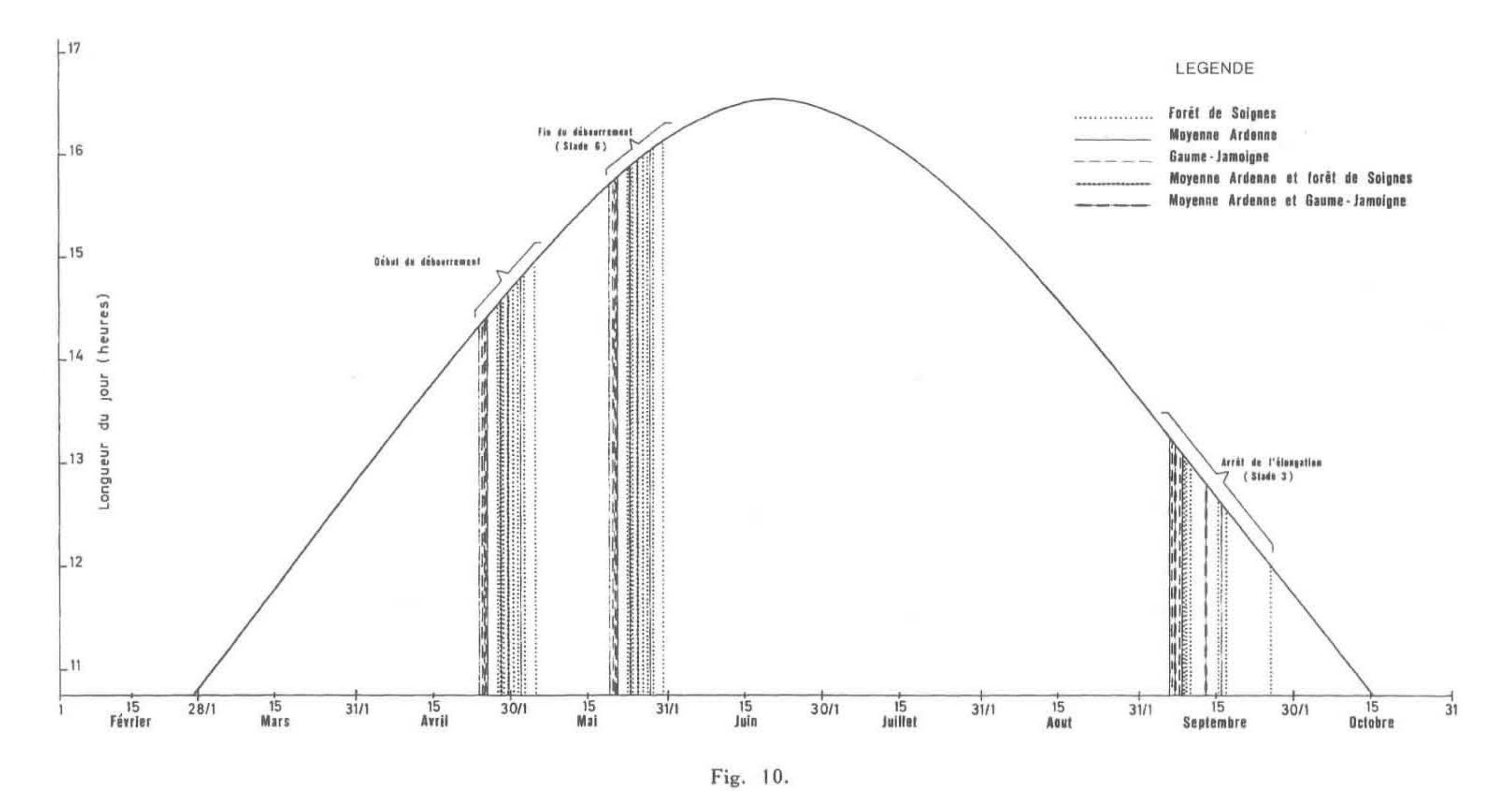


Fig. 10.

Longueur du jour en heures : dates du début et de la fin du débourrement ainsi que dates de la fin de la période d'aoûtement chez les familles half-sib de hêtre. - Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64).

Il a été calculé que cette durée variait entre cent un et cent vingt-cinq jours.

2. — *Variabilité de la durée de l'allongement axial.*

En possession des périodes d'allongement exprimées en jours, nous avons procédé à une analyse hiérarchisée de la variance, de manière à tester des différences éventuelles qui seraient liées au programme génétique.

L'analyse est donnée sous le n° 17 (tableau général p. 109).

L'analyse montre que les différences de durée d'allongement entre les territoires ne sont pas significatives, mais qu'elles sont hautement significatives entre les familles half-sib.

Placées dans des conditions écologiques assez homogènes, les durées d'allongement de l'axe terminal varient donc selon les familles half-sib.

Poussant plus avant l'analyse du phénomène, nous nous sommes efforcé de calculer la période d'allongement non pas seulement en jours, mais également en heures d'éclairement naturel. En effet, les longueurs de l'éclairement variant très manifestement durant la période de débourrement comme dans celle de la cessation de croissance. D'autre part, divers auteurs ont considéré que l'arrêt de croissance à la fin de l'été était en liaison avec la photopériode.

La période d'allongement en heures d'éclairement a été considérée cmme le nombre d'heures d'éclairement écoulées entre la date théorique du début du stade n° 2 du débourrement (bourgeons en début de gonflement) et la date théorique de cessation de croissance. Les deux dates théoriques ont été déterminées selon les méthodes exposées plus haut. La période d'allongement exprimée en heures d'éclairement naturel a été établie graphiquement.

Sur papier millimétrique, une courbe de la durée astronomique journalière de l'éclairement naturel a été tracée, avec en abscisse les dates de mars à octobre et en ordonnée les heures d'éclairement à la latitude de Bruxelles. Les dates théoriques de débourrement et de cessation de croissance ont été portées sur le graphique. Les surfaces comprises entre les ordonnées correspondant à ces dates ont été planimétrées et exprimées en heures (*fig.* 10).

La figure montre notamment l'étalement des débourrements et des cessations de croissance selon les familles half-sib. Le débourrement depuis le début du stade n° 2 au stade n° 6 s'étend du 28 avril au 31 mai, soit encore sur des durées journalières d'éclairement de quatorze et demi à seize heures. La cessation

(stade n° 3) se répartit sur une durée en jours plus longue encore (du 3 septembre au 20 octobre), soit sur des éclairements journaliers de treize et demi à dix heures trois quarts.

En outre, la figure montre qu'en ce qui concerne la thermophilie au moment du débourrement printanier, les familles appartenant aux territoires de l'Ardenne et de la Gaume (Jamoigne) se groupent bien au début de l'activité saisonnière. Pour ce qui est de la cessation, ces mêmes ensembles ont une tendance à être également précoces, mais avec une variabilité accusant une amplitude beaucoup plus large. Le nombre d'heures d'éclairement varie donc de mille neuf cent quatre-vingt-cinq à deux mille deux cent quarante heures.

L'analyse hiérarchisée de la variance pour la durée de l'allongement axial exprimée en heures est donnée dans le n° 18 (tableau général p. 109).

Cette analyse confirme la première. Dans des conditions écologiques égales, la durée de l'allongement axial ne varie pas d'une manière significative entre les territoires écologiques. Par contre, cette même période varie de manière très hautement significative entre les familles half-sib. De plus il semble bien que son expression en heures (très hautement significative) soit un peu plus précise que sa valeur en jours (hautement significative).

Nous arrivons donc à la conclusion selon laquelle la durée de l'allongement est contrôlée par le programme génétique des plantes ou des ensembles corrélés d'individus (famille half-sib $= 1/4\ \sigma^2 A$).

La date printanière du débourrement paraît coïncider avec celle où s'établit une concordance entre d'une part le moment de l'énergie calorique d'activation requis par la plante pour mobiliser les bourgeons, et d'autre part le régime thermique de l'habitat pendant les saisons hivernale et printanière, notamment pendant le réchauffement de l'habitat. Quant à la date de cessation de l'allongement, on ne voit pas dans les conditions de l'expérience, lequel des facteurs écologiques pourrait intervenir. Elle semble davantage être déterminée par le temps ou les rythmes de fonctionnement inscrits dans l'organisme entier. Le facteur écologique le plus souvent proposé est la photopériode.

ARTICLE VI

La croissance en hauteur

Les recherches de Burger, H. (1948), Munch, E. (1949) et de Krahl-Urban, J. (1958) ont montré que les diverses sous-populations étudiées manifestaient dans les expériences des dif-

férences de croissance relativement importantes. Les deux auteurs tirent leurs observations de dispositifs expérimentaux situés dans des stations écologiques bien contrastées. Ils ont pu constater que le comportement du même matériel génétique était susceptible de varier avec la station de croissance.

Selon BURGER, H. (1948), dans les conditions de la Suisse, les hêtres originaires du secteur septentrional de son aire de dispersion, de même que les hêtres haut-montagnards ont une croissance en moyenne plus faible que les sous-populations planitiaires médioeuropéennes. L'auteur a observé que les hêtres des préalpes (Sihlwald et Käferberg près de Zürich) accusent des croissances en hauteur plus grandes que ceux du Jura à altitudes égales. Il note que, dans un dispositif installé à haute altitude, les hêtres haut-montagnards se sont mieux comportés que les types originaires de basse altitude.

Les expériences de MUNCH, E. (1949) ont montré également que des différences de croissance apparaissent entre les sous-populations étudiées. La sous-population du Spessart surclassait nettement celles de Hesse-Nassau, Albe souabe, Saxe, Siehlwald (Zürich), et Bohème, et même celle de la plaine rhénane (120 m). Par conséquent des peuplements phénotypiquement remarquables (45 m de hauteur) comme ceux de Saxe (Tharaudt) et du Siehlwald (Zürich) n'ont pas donné les descendances accusant dans le dispositif expérimental les croissances les plus élevées. Dans l'ensemble, l'auteur croit pouvoir dégager une certaine tendance générale selon laquelle les sous-populations haut-montagnardes ont une croissance moins rapide que celles qui sont originaires de plus basses altitudes.

Les recherches de KRAHL-URBAN, J. (1958) laissent entrevoir des tendances qui sont parallèles aux conclusions de BURGER, H. Les mesurages de hauteur à l'âge de sept années indiquent que les différences existent entre les sous-populations étudiées. De même, les divers dispositifs expérimentaux montrent bien qu'une sous-population peut se comporter différemment selon les lieux de culture. La croissance en hauteur apparaît comme une expression phénotypique intégrant diverses interactions entre le matériel génétique et le milieu écologique de développement.

1. — *Le comportement des sous-populations.*

En ce qui concerne nos recherches, nous disposons, pour nos trois dispositifs expérimentaux, de nombreuses mesures de hauteur qui ont permis de dresser le tableau 11.

Nous avons retenu la hauteur des individus dominants (hauteur moyenne des cinq individus dominants par parcelle).

Tableau 11. — *Evolution de la hauteur totale moyenne des dominants. Moyenne par territoire écologique (en cm).*

Exp. Florennes 1953-1956	1958/59	1960/61	1962/63	1964/65
Brabant-Forêt de Soignes (1 sous-population et 8 familles half-sib)	104,0	206,2	304,0	409,9
Moyenne Ardenne (moyenne de 13 familles half-sib)	78,4	146,8	242,6	325,2
Haute Ardenne (moyenne de 3 familles half-sib)	66,0	149,0	213,0	291,0
Gaume-Jamoigne	79,3	157,3	258,6	342,0
Exp. Saint-Hubert 1956-1962 (pépinière de Groenendaal)	1958	1959	1960	1961
Brabant-Soignes (moyenne de 1 sous-population et de 15 familles half-sib)	31,1	51,3	87,4	129,7
Allemagne-Holstein (moyenne de 5 familles half-sib)	28,7	46,0	70,1	108,3
Moyenne Ardenne (moyenne de 2 sous-populations et de 2 familles half-sib)	24,5	42,4	63,2	100,3
Exp. Florennes 1958-1963/64 (pépinière de Groenendaal)	1960	1961	1962	
Brabant-Soignes (moyenne de 16 familles half-sib)	31,4	56,7	74,9	
Moyenne Ardenne (moyenne de 6 familles half-sib)	28,6	53,3	65,2	
Vallées supérieures du bassin mosan moyen (moyenne de 4 sous-populations et de 1 famille half-sib)	27,0	61,5	69,7	
Haute Ardenne (moyenne de 3 familles half-sib)	25,6	42,4	52,8	
Gaume-Jamoigne (moyenne de 1 sous-population et de 4 familles half-sib)	26,1	54,1	61,4	

On voit de suite que, installées dans les conditions écologiques atlantiques (Florennes et Groenendaal), les sous-populations accusent dans leur croissance en hauteur des différences qui

peuvent s'interpréter comme suit. Dans les trois dispositifs, les sous-populations du secteur Brabant (Forêt de Soignes), issues de trois fainées différentes, ont une croissance très rapide. Elle dépasse largement la croissance des sous-populations de Moyenne Ardenne, de la Gaume-Jamoigne et de la Haute Ardenne. Dans l'ensemble, il se dégage une tendance selon laquelle, en culture en domaine atlantique, les vitesses relatives de croissance se situent dans l'ordre décroissant : Brabant, Gaume et Moyenne Ardenne, Haute Ardenne. Il est intéressant de souligner que les sous-populations originaires des Vallées supérieures du bassin mosan moyen à climat microtherme, accusent une bonne croissance.

On remarquera avec intérêt que les hêtres planitiaires du Hollstein (Allemagne) se caractérisent par une vitesse de croissance qui se situe entre celle des hêtres du Brabant et de Moyenne Ardenne. Il semble donc que les hêtres du Hollstein soient des hêtres microthermes à bonne croissance (dans nos conditions), alors que le hêtre brabançon est un type macrotherme à longue période de végétation et de grande croissance.

2. — *Le comportement respectif des familles half-sib.*

Nos séries de mesures échelonnées de 1958 à 1964 permettent de suivre le comportement relatif des familles half-sib sous le rapport de leur vitesse de croissance respective. Il apparaît que dans l'ensemble, il y a peu ou point d'inversion d'ordre dans les vitesses de croissance. Dans la majorité des cas, les familles accusant une grande croissance dès le départ de l'expérience conservent la préséance dans les années qui suivent.

Dans le dispositif de Florennes 1953-1956, le coefficient de corrélation entre les hauteurs totales moyennes des dominants en 1958 et 1964 ($N = 19$) est de 0,92345 ***. L'ordre des vitesses de croissance est donc bien stabilisé dans le temps (six périodes de végétation).

3. — *La variabilité de la croissance en hauteur.*

Les observations réalisées successivement dans nos dispositfs expérimentaux permettent d'analyser dans une certaine mesure la variabilité de la croissance en hauteur.

Florennes 1953-1956.

Une analyse hiérarchisée de variance ne retenant que les niveaux territoires écologiques et sous-populations à l'intérieur des territoires est présentée sous le n° 19 (tableau général p. 109).

Les estimations des composants de variance en pour-cents de la variance totale pour les territoires écologiques et les sous-populations se présentent comme suit :

$\hat{\sigma}_s^2$ = 78 % (entre les territoires écologiques).

$\hat{\sigma}_p^2$ = 22 % (entre les sous-populations à l'intérieur des territoires écologiques).

La variabilité se manifeste donc en ordre principal au niveau des territoires écologiques. Néanmoins il existe une variabilité non négligeable au niveau des sous-populations à l'intérieur des territoires écologiques.

Florennes-Groenendaal (1958-1963/64).

Pour ce dispositif de création récente, nous disposons de mesures de hauteur à la fin de la période de croissance 1962.

Un premier test a révélé que le niveau sous-population n'était pas susceptible d'être dégagé.

Une nouvelle analyse de la variance ne retenant que les niveaux territoires et familles est présentée sous le n° 20 (tableau général p. 109).

Les différences de hauteur entre les territoires écologiques ne sont pas significatives au seuil de 0,05, mais elles le sont au seuil de 0,10. Les différences entre familles sont significatives.

Les résultats provisoires tendent à étayer les observations recueillies dans le premier dispositif de Florennes 1953-1956. Ils devront être vérifiés plus tard lorsque les dispositifs expérimentaux seront plus âgés.

Le « New Multiple Range test » de DUNCAN (nouvelle table à 5 %, RAYNDUS INEAC, 1963) donne un classement des familles half-sib (*fig.* 11) dans lequel les numéros répartis sur un même trait horizontal ne sont pas significativement différents les uns des autres au niveau 5 %.

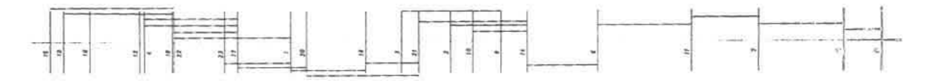


Fig. 11.

Hauteur totale moyenne des dominants le 3/5/1963. Test de comparaisons multiples selon DUNCAN (New multiple Range Test). Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64).

Familles n°s 1 à 13. Brabant - Forêt de Soignes.

Familles n°s 14 à 19. Moyenne Ardenne.

Familles n°s 20 à 23. Gaume - Jamoigne.

On note que diverses familles de Brabant-Soignes, de Moyenne Ardenne et de Gaume-Jamoigne ont des hauteurs significativement différentes les unes des autres. De plus un bon nombre de familles de Brabant-Soignes sont relativement bien décalées à l'extrémité du graphique, ce qui confirme le degré d'autonomie génétique de la sous-population à laquelle elles appartiennent.

ARTICLE VII

Les effets d'une gelée très tardive

En juin 1961, une gelée a sévèrement touché le dispositif de Florennes 1953-1956. Au moment de la gelée, la plupart des hêtres étaient en feuilles ; seules les familles originaires de Brabant-Soignes, tardives à se mettre en végétation, présentaient encore quelques pousses non entièrement déployées.

Une cotation d'ensemble a été réalisée de la manière suivante trois semaines après la gelée.

1 : absence de dégâts ;

2 : roussissement faible à la pointe des feuilles ;

3 : roussissement à l'extrémité st sur les bords des limbes ;

4 : nombreuses feuilles rousses sur le point de se détacher ;

5 : extrémités de pousses tuées, feuilles rousses tombant, renaissance de jeunes rameaux basiliaires.

Dans l'ensemble, les familles originaires du Brabant-Soignes à débourrement tardif et présentant au moment du gel, des pousses et des feuilles encore tendres, ont souffert très fortement.

Il s'agit ici d'un exemple rare en domaine atlantique de gelée exceptionnellement tardive qui a atteint les types macrothermes à débourrement tardif et épargné les hêtres précoces présentant déjà des tissus déjà résistants.

ARTICLE VIII

La forme des tiges

Nos observations relatives à la forme des tiges sont limitées à une cotation rapide dans le dispositif de Florennes 1953-1956, faite le 20/2/1961, soit à l'âge de 7 ans.

La cotation a été réalisée sur une base empirique par un jugement d'ensemble sur la rectitude générale des tiges d'après une échelle simple (rectitude très bonne, bonne, moyenne, mauvaise).

Les cotations se présentaient comme suit :

Brabant - Forêt de Soignes :

(sur 9 familles et 1 sous-population) : 3 très bons, 6 bons.

Moyenne Ardenne :

(sur 1 famille et 4 sous-populations) : 2 bons, 3 moyens.

Haute Ardenne :

(1 sous-population) : 1 mauvais.

Gaume-Jamoigne :

(3 sous-populations) : 3 bons.

C'est manifestement dans le matériel génétique originaire du Brabant - Forêt de Soignes, que se trouvent les familles half-sib présentant les meilleures formes de tiges, lorsqu'elles sont cultivées dans le Domaine atlantique.

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS

La présente étude expose les résultats des recherches réalisées sur la variabilité génécologique du hêtre en Belgique.

A. — LES ASPECTS PHENOTYPIQUES

1. On sait que les hêtraies belges accusent une large variabilité écologique. La productivité varie environ du simple au triple (3 à 10 m^3 de bois fort par an et par hectare).

2. Des observations sur la structure des cimes dans trente-sept peuplements ont été effectuées sur la base d'un classement faisant appel à la disposition des branches sur le fût. Des différences significatives ont pu être observées entre les hêtraies appartenant aux divers territoires écologiques. Un classement des territoires par ordre croissant d'abondance en arbres fourchus se présente de la manière suivante : Vallées supérieures du bassin mosan moyen, Ardenne, Brabant. En dépit de leur classe de productivité élevée, les hêtraies atlantiques comportent une très grande proportion d'individus fourchus.

3. La surface des feuilles a été étudiée dans cinquante-six hêtraies, moyennant une méthodologie adéquate. Les hêtres atlantiques sont caractérisés par de grandes feuilles, tandis que les hêtres ardennais du domaine médioeuropéen ont des feuilles plus petites.

4. Les hêtraies atlantiques dispersées à travers le Brabant sont constituées de très grands arbres fonctionnant sur une longue période de végétation (cent septante jours), de très forte croissance, avec une bonne proportion de cimes et de branches fourchues.

5. Les hêtraies médioeuropéennes ardennaises et lorraines sont constituées d'arbres fonctionnant sur des périodes de végétation diminuant fortement avec l'altitude (cent cinquante à cent

trente jours), de dimensions fort variables à un âge déterminé, à structures de cimes très diversifiées.

B. — LA VARIABILITE GENECOLOGIQUE

La variabilité génécologique du hêtre a été étudiée dans cinq dispositifs expérimentaux, constitués à partir de récoltes de faines en 1953, 1956 et 1958. Le matériel a fait l'objet d'observations à Groenendaal (Brabant) et dans leurs stations respectives d'installation définitive, soit Florennes (altitude 260 m), Saint-Hubert (altitude 515 m), Elsenborn (altitude 610 m).

a. — Le débourrement printanier.

Le débourrement printanier est un caractère hautement héritable. Il est important de bien connaître sa variabilité dans les sous-populations naturelles, car c'est un élément d'information de la plus haute utilité dans le choix des matériels de reproduction en vue des opérations de rajeunissement artificiel.

6. La dormance automnale et hivernale correspond à un ensemble de processus physiologiques et écologiques complexes, imparfaitement connus. Dans la nature, la levée de la dormance exige vraisemblablement l'intervention successive du froid et d'une photopériode déterminée. Divers chercheurs admettent que chez le hêtre la dormance est levée à partir de fin février - début mars. L'éclosion des bourgeons en avril-mai est dès lors sous la dépendance de la hausse thermique printanière. Les dates de débourrement accusent une large variabilité selon les stations et les sous-populations. On est conduit à envisager que le seuil thermique d'activation des méristèmes est variable d'une sous-population à une autre et à l'intérieur d'une sous-population, d'un individu à un autre. C'est la raison pour laquelle nous avons émis l'hypothèse que les sous-populations et les individus accusaient une « thermophilie » de débourrement différentielle.

7. La méthode d'étude du débourrement est fondée sur les stades phénologiques depuis le bourgeon dormant jusqu'à la pousse déployée. Dans une population, la courbe de distribution de fréquences est plutôt du type logarithmo-normal.

8. Dans une population de hêtre au stade juvénile, la majorité des sujets de faibles dimensions sont les premiers à débourrer. Entre les étages de rameaux, le débourrement progresse de bas en haut. En laboratoire, sur matériel détaché de la plante, les rameaux longs, sur un même étage de rameaux, débourrent avant les courts. Sur un même rameau long, le bourgeon terminal débourre avant les basiliaires. La cotation du débourrement doit

donc retenir un seul étage de rameaux uniforme pour tous les individus observés.

9. Les observations ont montré que l'ordre de débourrement entre les sous-populations et entre les individus dans une même sous-population reste stable au cours des années.

10. Pour le caractère du débourrement, les variances génétiques entre les familles half-sib et entre les territoires écologiques se partagent la variance additive totale de manière approximativement égale.

11. Dans les dispositifs expérimentaux, la sous-population Jamoigne-Le Charmois (380 m) est la plus précoce, la plus « microtherme ». Elle est plus microtherme que les sous-populations hautes-ardennaises (600 m) et moyennes-ardennaises. La plus tardive (macrotherme) est celle de Brabant-Soignes. On peut accepter que la notion empirique de « race locale » correspond à une réalité. Le hêtre de Soignes (artificiel) est probablement d'origine locale ou régionale ; son statut génétique paraît en accord avec l'écologie stationnelle et les analyses palynologiques confirment sa présence en Brabant depuis le subatlantique.

12. La cartographie du débourrement des hêtraies naturelles croissant sur un territoire comportant des stations écologiques contrastées constitue une autre approche du problème. Des esquisses cartographiques ont été réalisées deux années de suite dans les massifs de Saint-Hubert et de Nassogne. Elles montrent la large variabilité du débourrement printanier sur un secteur de faible étendue. Le débourrement est le plus hâtif sur les versants ouest et sud-ouest. Il est le plus tardif dans les vallées encaissées (Masblette et Donneuse), et en particulier celles qui sont dirigées dans le sens nord-sud, de même que sur les versants exposés au nord et à l'est. Dans les stations supérieures à 500 m d'altitude et notamment celles voisines des sols tourbeux, le débourrement est également tardif. On peut penser que cette variabilité des dates de feuillaison et également de floraison entre des stations voisines dresse des barrières phénologiques à travers les échanges de pollens entre les sous-populations. On peut s'attendre à une certaine diversification de sous-populations n'entretenant entre elles que des taux d'interfécondation relativement faibles.

13. Cultivées en domaine atlantique, la sous-population Gaume-Jamoigne et les sous-populations ardennaises débourrent avant les sous-populations de Brabant-Soignes. Si l'on cultive les sous-populations Brabant-Soignes en Ardenne, elles semblent débourrer encore plus tardivement par rapport aux sous-populations autochtones.

14. La hêtraie de Jamoigne-Le Charmois constitue un cas très spécial. Ses caractères les plus saillants sont la bonne struc-

ture des cimes et sa remarquable microthermie. Diverses séries de mesures ont montré que le sol marneux et frais sur lequel elle est établie, accuse un régime thermique particulier de prédébourrement (mars-avril). Avant le débourrement, le sol reste plus froid que dans les sols bruns acides ardennais des stations voisines. Le débourrement de la hêtraie de Jamoigne-Le Charmois se fait néanmoins à la même date que dans les hêtraies ardennaises contiguës et à même altitude. Partant du fait que dans les dispositifs expérimentaux, en station homogène, la sous-population de Jamoigne se montre plus précoce au débourrement (plus microtherme) que les autres sous-populations ardennaises, on pose la question de savoir s'il ne faut pas voir là un exemple d'adaptation génétique à une station plus froide en période de prédébourrement. Ce problème demande des recherches plus approfondies.

Cultivée ailleurs que dans sa station, cette sous-population à débourrement précoce court des risques élevés de gelées tardives.

Les matériels de reproduction que la hêtraie de Jamoigne est susceptible de livrer, ne conviennent que pour des stations similaires.

15. Les conditions thermiques stationnelles de prédébourrement ont été abordées en étudiant plusieurs transects à travers les hêtraies belges. Les températures du sol à - 50 cm ont été relevées le 10/4/1961. Ces températures qui sont corrélées avec les températures périodiques moyennes vraies de l'air, donnent une idée du climat stationnel. La corrélation entre la précocité du débourrement des sous-populations dans les dispositifs expérimentaux et la température du sol à - 50 cm en période de prédébourrement dans les hêtraies en station est bonne et très hautement significative. La droite de régression s'établit comme suit : $y = -0{,}55\,x + 8{,}92$ (y = débourrement, x = température). A un gradient édapho-thermique de 1° C durant la période de prédébourrement, serait liée dans les sous-populations belges de hêtre, une adaptation génétique égale à un demi-stade phénologique (six stades considérés).

16. L'estimation du coefficient de consanguinité ($\hat{F}$), qui mesure en quelque sorte le degré de différenciation génétique entre les sous-populations correspondant aux territoires écologiques, a été trouvée égale à 0,113.

17. Le caractère de débourrement paraît hautement héritable. Il a été calculé que, pour modifier en une seule opération de sélection, une sous-population de Brabant-Soignes en une sous-population de Jamoigne, pour le seul caractère de la thermophilie de débourrement, il convient de sélectionner environ 40 % des individus.

18. Dans un graphique (*fig.* 9), nous avons réuni une série d'éléments d'information relatifs aux conditions thermo-édaphiques stationnelles en période de débourrement, des hêtraies en station (du 8 au 14/5/1962). En outre, nous avons ajouté les stades phénologiques théoriques d'une unique sous-population type Brabant-Soignes, supposée distribuée sur le même gradient géographique, ainsi que le débourrement théorique des sous-populations réunies dans un dispositif dans les conditions écologiques du Brabant. Il apparaît que le débourrement effectif des hêtraies en station se trouve influencé par le climat stationnel au moment considéré.

Quant au débourrement théorique calculé d'une unique sous-population macrotherme supposée distribuée sur le même gradient géographique, il apparaît qu'il accuse des fluctuations beaucoup plus larges que les sous-populations autochtones. Ces dernières semblent donc avoir subi une certaine adaptation au climat stationnel, codée génétiquement (microévolution).

b. — Aspects morphologiques, croissance et période de végétation.

19. Le limbe a fait l'objet de diverses mensurations. Une corrélation élevée a été établie entre la longueur et la surface du limbe. La distribution de la surface des limbes dans les populations de feuilles ne peut être considérée comme normale. A l'âge de 9 à 10 ans, les limbes présentent des surfaces qui sont du même ordre de grandeur que chez les hêtres adultes. Les mesures y ont révélé la même tendance de variabilité que chez les arbres parents. Les descendances des sous-populations brabançonnes portent des limbes plus grands que les sous-populations de Moyenne Ardenne, de Jamoigne et de Haute Ardenne.

20. Une analyse de corrélations partielles a révélé que le rapport longueur/largeur du limbe ne restait pas constant d'une sous-population à une autre. Pour une même valeur de la largeur, la longueur du limbe foliaire est corrélée avec l'altitude avec une intensité de - 0,68051. La variabilité du rapport longueur/largeur semble donc conditionnée génétiquement. A largeur égale, la longueur du limbe diminue de manière significative avec l'augmentation de l'altitude de la station de sélection.

21. Il est apparu que chez les sous-populations brabançonnes, le bord du limbe était moins fréquemment et moins profondément dentés que chez les sous-populations ardennaises et gaumaises. Mais c'est au niveau des familles que se localise la plus grande partie de la variabilité du bord du limbe (92 %).

22. La disposition des bourgeons sur la pousse terminale a été analysée. Il s'est dégagé le fait que la disposition relative des bourgeons latéraux par rapport au bourgeon terminal variait

dans une large mesure selon les sous-populations. Dans les descendances cultivées à Groenendaal, la proportion des pousses présentant un bourgeon terminal unique bien dégagé était plus élevée dans les ensembles de sous-populations brabançonnes, que dans celles originaires d'Ardenne et de Gaume. C'est au niveau des familles half-sib que se dégage la plus grosse part de cette variabilité (85,5 %). Des observations réalisées en stations ardennaises montrent que la dominance apicale est au contraire beaucoup plus développée chez les provenances locales lorsqu'elles sont comparées à des cultures artificielles réalisées à l'aide de sous-populations brabançonnes. Il semble donc de plus en plus qu'une interaction génotype x milieu se manifeste en ce qui concerne la disposition des bourgeons sur l'axe terminal. Un parallélisme entre cette disposition et la structure des cimes dans les peuplements parentaux ne se dégage donc pas nettement de nos expériences. Il apparaît plutôt que la disposition des bourgeons et l'architecture des cimes semblent conditionnées dans une très grande mesure par le milieu, sans que soient exclues certaines directives d'ordre génétique. Il n'est donc pas impossible que des translocations de sous-populations dans des stations écologiques différentes de celles auxquelles elles sont adaptées, s'accompagnent d'interactions défavorables quant à la disposition relative des bourgeons et à la forme des tiges.

23. Sous le rapport des fréquences relatives des pousses de Saint-Jean et d'août dans les diverses sous-populations, des différences significatives sont apparues au niveau des ensembles de sous-populations et des familles. Ces deux niveaux exercent donc un contrôle génétique. Dans les cultures à Groenendaal, ce sont les sous-populations les plus microthermes qui accusent la plus haute fréquence de pousses de Saint-Jean et d'août.

24. Il est apparu que ce sont les sous-populations brabançonnes qui conservent le plus tardivement à l'automne leurs feuilles vertes. La plus grande précocité de coloration automnale est apparue chez la sous-population de Jamoigne (microtherme). Ces constatations se répètent en Ardenne, lorsque l'on cultive côte à côte des sous-populations autochtones et brabançonnes. Nous y avons observé, au début de janvier 1964, des hêtres brabançons âgés d'une dizaine d'années, porteurs de feuilles encore pigmentées de chlorophylle dans leur zone centrale. Les hêtres autochtones avaient à ce moment perdu leurs organes foliacés dans leur grande majorité. Les hêtres brabançons thermophiles à longue période de fonctionnement chlorophyllien, transplantés en climat submontagnard, débourrent tardivement au printemps et prolongent leur période de feuillaison au-delà de ce que tolère le climat ardennais. Les feuilles prennent mal la coloration automnale et restent longtemps marcescentes. Les plantations courrent les risques élevés de dégâts de neige collante.

25. Il se dégage une corrélation très hautement significative entre la vitesse de débourrement printanier et la coloration automnale des feuilles. Les familles et les sous-populations à débourrement hâtif accusent des colorations automnales plus précoces que les sous-populations à débourrement tardif.

26. Pour chaque famille half-sib, la longueur de la durée du fonctionnement chlorophyllien entre le débourrement et l'aoûtement dans le dispositif expérimental (Groenendaal) a été établie en jours et en heures de lumière. Ces périodes peuvent varier de cent et un à cent vingt-cinq jours. Le débourrement s'étale entre des longueurs de jours allant de 14 1/4 à 16 heures. L'aoûtement s'étend sur des longueurs de jours allant de 13 1/2 à 10 1/3 heures.

Les analyses de variance ont montré que dans des conditions écologiques égales, la durée de l'allongement axial (entre le débourrement et l'aoûtement) varie de manière très hautement significative entre les familles half-sib, mais non entre les ensembles de sous-populations. La durée de l'allongement axial est donc dans une certaine mesure génétiquement conditionnée.

27. Dans nos dispositifs expérimentaux de basse altitude (Groenendaal, Florennes), les sous-populations brabançonnes issues de trois fainées différentes ont une croissance nettement plus rapide que les sous-populations ardennaises et de Gaume-Jamoigne. L'ordre relatif des croissances s'établit comme suit : Brabant, Gaume, Moyenne Ardenne, Haute Ardenne. Les sous-populations originaires des Vallées supérieures du bassin moyen mosan accusent une bonne croissance. Les hêtres planitiaires du Hollstein (Allemagne) se caractérisent par une vitesse de croissance qui se situe entre les hêtres du Brabant et ceux de Moyenne Ardenne. Les hêtres du Hollstein semblent donc être des hêtres microthermes à bonne croissance dans nos conditions.

28. La croissance relative des sous-populations et des familles est stable. On ne constate pas ou très peu d'inversions au cours des années. Les analyses de variance montrent que la variance relative à la croissance en hauteur se décompose entre les niveaux des territoires écologiques et des familles à raison de 78 et 22 %. Les ensembles de sous-populations retenus possèdent donc des caractéristiques propres de croissance.

29. La gelée exceptionnellement tardive de juin 1961 a plus sévèrement touché les familles et sous-populations brabançonnes tardives que les autres matériels plus hâtifs. Il s'agit donc là d'un cas peu fréquent où les hêtres hâtifs portant déjà des feuilles résistantes ont moins souffert d'une gelée tardive que les hêtres débourrant tardivement. Le plus souvent, c'est l'inverse que l'on observe.

30. En ce qui concerne la forme générale des tiges, c'est manifestement dans le matériel génétique originaire du Brabant - Forêt de Soignes, que se trouvent les familles half-sib présentant les meilleures tiges, lorsqu'elles sont cultivées dans le Domaine atlantique.

Les observations sur les formes de tiges chez le même matériel génétique cultivé en Ardenne ne pourront se réaliser qu'ultérieurement.

Tableau général des analyses de variance et de covariance (n° 1 à 20)

Analyses de variance et de covariance

N° 1. Structure des cimes dans les hêtraies.
N° 2. Surface des feuilles dans les hêtraies.
N° 3. Vitesse de débourrement sur les rameaux courts et longs.
N. 4. Dispositif Florennes (1953-1956). Débourrement.
N° 5. Dispositif Florennes (1953-1956). Débourrement. Analyse de la variance globale pour trois années (b, d, e).
N° 6. Dispositif Saint-Hubert (1956-1962). Débourrement 3/5/1961.
N° 7. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Débourrement 11/5/1963. Thermophilie (trois niveaux).
N° 8. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Débourrement 11/5/1963 (deux niveaux).
N° 9. Débourrement de sous-populations du Brabant et de Moyenne Ardenne. Monceau-Ronchis, Moyenne Ardenne, altitude 400 m.
N° 10. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Pépinière Groenendaal, été 1963. Longueur moyenne des limbes.
N° 11. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Pépinière Groenendaal, été 1963. Longueur moyenne des cinq plus grands limbes.
N° 12. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Aanalyses hiérarchisées de la variance sur la longueur et la largeur du limbe, ainsi que de la covariance sur le rapport longueur/largeur du limbe.
N° 13. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Caractères du bord des limbes.
N° 14. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64), pépinière de Groenendaal. Disposition des bourgeons sur la pousse terminale le 16/5/1963.
N° 15. Monceau-Ronchis 15/1/1964. Disposition des bourgeons sur la pousse terminale des sous-populations de hêtres moyens-ardennais et brabançons.
N° 16. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Absence de pousses de la Saint-Jean au 21/8/1963.
N° 17. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Durée de l'allongement axial (jours) entre le stade 6 de débourrement et le stade 3 de cessation de l'élongation.
N° 18. Dispositif Florennes-Groenendaal (1958-1963/64). Durée de l'allongement axial en heures entre le début du stade 2 de débourrement et le stade 3 de cessation de l'élongation.
N° 19. Dispositif Florennes (1953-1956). Hauteur totale moyenne des dominants 1962.
N° 20. Dispositif FlorennesGroenendaal (1958-1963/64). Hauteur totale moyenne des cinq sujets dominants par parcelle (1962).

Tableaux des analyses de variance — Sources de la variation

A = Entre les territoires écologiques.
B = Entre les sous-populations à l'intérieur des territoires écologiques.
C = Entre les familles half-sib à l'intérieur des sous-populations.
D = Erreur.

Nº de l'analyse	Source de la variation	D. L.	C. M.	F. calculé
1	A	5	0,734	10,19444 ***
	D	31	0,072	
2	A	1	2 459,4345	48,1779 ***
	B	47	51,0490	14,8770 ***
	D	98	3,4314	
3	Entre les traitements [rameaux (a)]	1	24,50000	80,49 ***
	Entre les blocs [individus (b)]	11	4,23484	13,91 ***
	Entre les répétitions (c)	2	0,22291	2,70 N.S.
	Interaction a × b	11	0,98030	3,22 *
	Interaction b × c	22	0,33049	1,08 N.S.
	Interaction a × c	2	0,01041	N.S.
	Erreur	22	0,30435	

Nº de l'analyse	Source de la variation	D. L.	24/4/61		27/4/61		2/5/61	
			C. M.	F. calculé	C. M.	F. calculé	C. M.	F. calculé
4	A	2	2,1668	30,72 ***	2,0814	29,070 ***	3,2639	43,566 ***
	D	13	0,0705		0,0716		0,0749	

	Source de la variation	D. L.	17/5/61		22/5/61	
			C. M.	F. calculé	C. M.	F. calculé
	A	2	1,3929	16,866 ***	0,9710	25,2815 ***
	D	13	0,0826		0,0384	

* significatif au niveau 0,05.
** significatif au niveau 0,01.
*** significatif au niveau 0,001.
N.S. non significatif au niveau 0,05.

N° de l'analyse	Source de la variation	D. L.	C. M.	F. calculé
5	Entre territoires	2	4,27615	66,617 ***
	Entre les années	2	4,85572	75,646 ***
	Interaction années × territoires	4	0,08456	1,317 N.S.
	Erreurs	59	0,06419	
6	A	2	0,93645	6,008 *
	D	9	0,15585	
7	A	2	0,141254	3,96 N.S.
	B	3	0,035639	2,28 N.S.
	C	17	0,015568	23,96 ***
	D	69	0,000650	
8	A	2	0,14125	7,61 **
	C	20	0,01857	29,02 ***
	D	69	0,00064	
9	B	1	1,7495	33,32 ***
	D	4	0,0525	
10	A	2	24,6225	1,20 N.S.
	B	3	20,4249	0,89 N.S.
	C	17	22,7657	4,92 ***
	D	69	4,61354	
11	A	2	31,5826	N.S.
	B	3	29,4544	N.S.
	C	17	40,7428	N.S.
	D	69	16,9966	

N° de l'analyse	Covariance							
	Source de la variation	Somme des carrés (x = long.)	Somme des produits	Somme des carrés (y = long.)	Somme des carrés corrigés (y = long.)	Degrés de liberté	Carré moyen corrigé (y = long.)	F. calculé
12	A	163,54167	86,66667	52,66667	71,01402	2	35,50701	6,12 *
	C	565,18750	525,31250	512,56250	52,17498	9	5,79722	1,16 N.S.
	D	384,25000	491,25000	803,25000	175,20430	35	5,00583	

Nº de l'analyse	Variance					
	Source de la variation	Degrés de liberté	Carré moyen (x = long.)	F. calculé	Carré moyen (y = long.)	F. calculé
12 (suite)	A	2	81,77083	1,30 N.S.	26,33333	N.S.
	C	9	62,79861	5,88 ***	56,95138	2,55 **
	D	36	10,67361		22,31250	

Nº de l'analyse	Source de la variation	D. L.	C. M.	F. calculé
13	A	2	0,4363	2,7843 (1)
	C	20	0,157835	18,1524 ***
	D	69	0,008695	
14	A	3	1,34	12,598 **
	C	12	0,1056	2,78 **
	D	48	0,0383	
15	B	1	2,1582	32,5766 **
	D	14	0,06625	
16	A	2	4 282,435	4,15 *
	C	14	1 030,501	8,49 ***
	D	51	121,270	
17	A	2	32,6041	N.S.
	C	13	163,7484	2,71 **
	D	48	60,3750	
18	A	2	6 810,8750	N.S.
	C	13	26 109,9846	3,103 ***
	D	48	8 412,3385	
19	A	4	4 419,9925	5,22 N.S. (2)
	B	3	846,1666	6,21 **
	D	24	136,1562	
20	A	2	1 275,4702	2,67 N.S.
	C	20	477,09655	23,72 ***
	D	69	20,11311	

(1) Presque significatif à 10 %; significatif à 20 %.
(2) Significatif à 0,20.

OUVRAGES CONSULTES

1950 V. ARNSWALDT, H. J. — Die wipfelschäftige Buche. *Allg. Forstzeitschrift*, 5 Jhrg., Nr 23, p. 265.

1956 BAUMGARTNER, A., KLEINLEIN, G. und WALDMANN, G. — Forstlich-phänologische Beobachtungen und Experimente am Grossen Falkenstein (Bayerischer Wald). *Forstwissenschaftliches Centralblatt.*, 75 Jhrg., pp. 290-303.

1961 BAUMGARTNER, A. — Die Lufttemperatur als Standortsfaktor am Grossen Falkenstein. 2 Mitteilung. *Forstwissenschaftliches Centralblatt.*, 80 Jhrg., pp. 107-120.

1958 BLINKENBERG, C. et al. — Controlled Pollinations in Fagus. *Silvae genetica*, Vol. VII, pp. 116-122.

1961 BOUVAREL, P. — Observations sur la date de l'aoûtement de quelques provenances françaises d'épicéa. *Annales Ec. Nat. des Eaux et Forêts, Nancy*, 18 (1), pp. 97-129.

1962 BOUVAREL, P. — L'influence de l'origine des graines d'épicéa sur la croissance en pépinière, la précocité et la fréquence des pousses d'août. *Annales Ec. Nat. des Eaux et Forêts, Nancy*, 19 (3), pp. 415-439.

1958 BOVET, J. — Contribution à l'étude des « Races écologiques » du frêne. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, (109), pp. 536-546.

1948 BURGER, H. — Einfluss der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse. VI Mitteilung die Buche. *Mitteilung der Schweizer. Anstalt für das forstliche Versuchwesen*, XXV Bd., 2 Heft, pp. 286.326.

1960 DAGNELIE, P. — La productivité des hêtraies en relation avec les milieux écologiques. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux*, hors série, Vol. I, pp. 93-110.

1956-1957 DAGNELIE, P. — Recherches sur la productivité des hêtraies d'Ardenne en relation avec les types phytosociologiques et les facteurs écologiques. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux*, t. XXIV, n° 3-4, pp. 249-283, 369-409; t. XXV, n° 1-2, pp. 44-90.

1960 DAGNELIE, P., HUBERTY, J.-P., NOIRFALISE, A. — Recherches sur la productivité des hêtraies des macignos et des marnes du Bas Luxembourg. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux*, t. XXVIII, n° 1, pp. 18-33.

1945 DELEVOY, G. — La hêtraie sonienne dans le domaine du hêtre. *Bull. Soc. Centr. For. Belg.*, n° 52, pp. 217.-243. *Trav. Stat. Rech. Groenendaal*, Série B, n° 1.

1962 DELVAUX, J. et GALOUX, A. — Les territoires écologiques du sud-est belge. *Centre d'Ecologie Générale*, (Rapport), Bruxelles, 311 p.

1876 EBERMAYER, E. — Die gesammte Lehre der Waldstreu. *Verlag J. Springer*, Berlin, 300 p., 116 tabl.

1911 ENGLER, A. — Untersuchungen über den Blattausbruch und das sonstige Verhalten von Schatten- und Lichtpflanzen der Buche und einiger anderer Laubhölzer *Mitt. der Schweiz. Centralanstalt für das Forstl. Versachsvesen*, Bd X, 2 Heft, pp. 107-188.

1961 FALCONER, D. S. — Introduction to quantitative genetics. *Oliver and Boyd*, Edinburgh and London, 365 p.

1953 GALOUX, A. — La Chênaie sessiliflore de Haute Campine. Essai de Biosociologie. *Trav. Stat. Rech. Groenendaal*, Série A, n° 8, 235 p.

1954 GALOUX, A. — La conversion des taillis simples en peuplements résineux. *Trav. Stat. Rech. Groenendaal*, Série B, n° 17, 35 p.

1954 GALOUX, A. — Phytosociologie et applications sylvicoles. *Congrès International de Botanique*, Paris. Rapports et communications. Section 13, pp. 31-34.

1961 GALOUX, A. — Description, analyse, classification et représentation cartographique des stations forestières (pédochores). *13e Congrès de l'Union internationale des instituts de recherches forestières*, Vienne 1961, 4 p.

1960 GATHY, P. — L'expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa (*Picea abies* KARST). *Trav. Stat. Rech. Groenendaal*, Série B, n° 24, 32 p.

1964 GUENTHER, W. C. — Analysis of variance. *Prentice-Hall*, Englewood Cliffs, N. J., 198 p.

1964 HENGST, E. — Der Kronenbau der Buche im Erzgebirge. *Forstwissenschaftliches Centralblatt.*, 83 Jhrg., Heft 3/4, pp. 79-87.

1962 HOFFMANN, J. — Die bisherigen Ergebnisse von Buchenprovenienzversuchen. *Allg. Forstzeitschrift*, 8, 17 Jhrg., pp. 121-123.

1963 HOLZER, K. — Physiological investigations on *Picea abies* (L.) KARST. in view of genetics. *Proceedings of the world consultation on Forest genetics and tree improvement*, Vol. II, n° 5-3.

1957 KEMPTHORNE, O. — An introduction to Genetics statistics. *J. Wiley*, N.-Y., 545 p.

1953 KRAHL-URBAN, J. — Baumtypen bei Eichen und Buchen. *Allg. Forstzeitschrift*, 8 Jhrg., n° 20, pp. 245-248.

1953 KRAHL-URBAN, J. — Rassenfragen bei Eichen und Buchen. *Allg. Forstzeitschrift*, 8 Jhrg., n° 44, pp. 477-480; n° 45, pp. 491-494.

1952 KRAHL-URBAN, J. — Erbanlagen und Züchtungsmöglichkeiten bei Rotbuche, Stiel- und Traubemeiche. *Zeitschrift für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung*, Bd. 1, Heft 4, pp. 114-120.

1958 KRAHL-URBAN, J. — Vorlaüfige Ergebnisse von Buchen-Provenienzversuchen. *Allg. Forst- und Jagdzeitung*, 129 Jhrg., pp. 242-243.

1948 LAMOTTE, M. — Introduction à la biologie quantitative. *Ed. Masson*, Paris (VI), 369 p.

1960 LANGLET, O. — Mellaneuropeiska granprovenienser i svenskt skogsbruk. *Statens skogsforskninginstitut*, n° 80, pp. 259-329.

1964 LANGNER, W. et STERN, K. — Untersuchungen über den Austriebstermin von Fichten und dessen Beziehungen zu anderen Merkmalen.*Allg. Forst- und Jagdzeitung*, 135 Jhrg., pp. 53-60.

1965 LAVARENNE-ALLARY, S. — Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. *Annales des sciences forestières*, t. XXII, fasc. 1, 203 p.

1952 LEIBUNDGUT, H. und KUNZ, R. — Zür Phänologie der Laubbäume, insbesondere der Buche. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen,* pp. 29-45.

1956 LEIBUNDGUT, H. — Beitrag zur Rassenfrage bei der Esche. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen,* (107), pp. 369-382.

1954 LEIBUNDGUT, H. — Zur Phänologie der Laubbaüme insbesondere der Buche. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen,* pp. 296-302.

1963 MALAISSE, F. — Contribution à l'étude des hêtraies d'Europe occidentale. Note 3 : Remarques préliminaires sur la phénologie des hêtraies. *Les Naturalistes belges,* t. XLIV, n° 8, pp. 369-382.

1963 MANIL, G., DELECOURT, F., FORGET, G. et EL ATTAR, H. — L'humus facteur de station dans les hêtraies acidophiles en Belgique (2e partie). *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux,* t. XXXI, n° 2, pp. 183-222.

1962 MULLENDERS, W. — La tourbière du grand passage. *Société Royale de Botanique de Belgique,* t. XCIV, pp. 163-175. *Travaux du Centre d'Ecologie Générale,* n° 2.

1961 MUNAUT, A. V. — L'extension de *Fagus silvatica* durant le subatlantique à Braine-le-Château (Brabant-Belgique). *Agricultura.* Vol. IX, n° 4, pp. 645-649.

1949 MUNCH, E. — Vergleichender Anbauversuch mit Buchen verschiedener Herkunft. *Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung. Bayerischer Landwirtschaftsverlag GMBH.,* München 13, pp. 103-108.

1964 NANSON, A. — Données complémentaires au sujet de l'Expérience internationale sur l'origine des graines d'épicéa en Belgique. *Trav. Stat. Rech. Groenendaal,* Série B, n° 28, 40 p.

1959 NOBS, M. A. — Gradual Speciation and genecology Recent advances in Botany. *IX International Botanical Congress,* Montréal, pp. 849-853.

1948-1949 NOIRFALISE, A. — Premier aperçu sur l'étage du hêtre et les types de hêtraies en Haute Ardenne. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux,* t. XVII, pp. 76-100.

1956 NOIRFALISE, A. — La hêtraie ardennaise. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux,* t. XXIV, pp. 208-239.

1941 OELKERS, J. — Kalkesche oder Wasseresche. *Mitteilung aus Forstwirtsch. und Forstwissensch.,* (XII), pp. 69-82.

1908 OPPERMANN, A. — Vrange Boege i det nordoestlige Sjaelland. *Det forstlige Forsoegsvaesen,* Bd II, Heft 1.

1947 PONCELET, L. et MARTIN, R. — Esquisse climatographique de la Belgique. *Inst. Roy. Météor. de Belgique. Mémoires,* Vol. XXVII, 265 p.

1955 REGINSTER, P. — La productivité stationnelle des hêtraies d'Ardenne. *Bull. Soc. Roy. For. de Belgique,* 62, pp. 1-8.

1959 ROHMEDER, E. et SCHONBACH, A. — Genetik und Züchtung der Waldbaüme. *V. P. Parey,* Hamburg et Berlin, 338 p.

1961 ROISIN, P. — Reconnaissances phytosociologiques dans les hêtraies atlantiques. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. de Gembloux,* t. XXIX, n° 3-4, pp. 356-385.

1942 SCHADELIN, W. — Die Auslesedurchforstung. *Verlag P. Haupt.,* Bern-Leipzig, 147 p.

1959 SCHAFFALITZKY DE MUCKADEL, M. — Investigations on Aging of Apical Meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Dit Forstlige Forsogsvaesen i Danmark,* Vol. XXV, pp. 310-447.

1964 SCHREIBER, K.-F. — Pflanzenphänologische Auswirkungen des Extremwinters 1962/63 im Gebiet des westlichen Neuenburger Sees. *Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule Stiftung Rübel,* 35 Heft, pp. 119-123.

1960 STEEL, G. D. et TORRIE, J. H. — **Principles and procedures of statistics.** *McGraw-Hill,* N.-J., Toronto, London, 481 p.

1961 STERN, K. — Uber einige populationsgenetische Probleme der Auslese bei Forstpflanzen. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen,* 78 Jhrg., Heft 4, pp. 197-216.

1962 STERN, K. — Preliminary estimates of the genetic structure of two sympatric populations of birches as determined by random effects and natural selection. *9the Northeastern Forest Tree Improvement Conference,* Syracuse, N.-Y., 1961, pp. 25-34.

1963 STERN, K. — Population genetics as a basis for selection. *World Consultation on Forest genetics and Tree improvement,* 18 p.

1964 STERN, K. — Die Intensität der natürlichen Auslese entlang eines Altitudinalklins. *Forstsamengewinnug und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge. BLV Verlagsgesellschaft,* München Basel, pp. 139-146.

1960 VESSEREAU, A. — Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. *J. B. Baillière & Fils,* Paris, 538 p.

1949 WAREING, P.-F. — Photoperiodism in woody Species. *Forestry,* Vol. XXII, pp. 211-221.

RESUME

Les hêtraies belges accusent une large variabilité écologique, phénotypique et génétique. La production, la croissance en hauteur, la structure des cimes, la forme et les dimensions des feuilles, la longueur de la période de végétation, la thermophilie du débourrement printanier, la disposition des bourgeons sur la pousse terminale des feuilles et la chute des feuilles sont autant de caractéristiques qui sont influencées non seulement par le milieu, mais également par les propriétés génétiques des sous-populations, des familles half-sib et des individus.

On peut distinguer en Belgique divers groupes de sous-populations, entre autres : Brabant, Moyenne Ardenne, Haute Ardenne, Gaume-Jamoigne. A l'intérieur de ces territoires écologiques, les sous-populations accusent de faibles gradients génétiques pour l'un ou l'autre caractère, mais en général les différences sont subtiles.

Ces résultats confirment l'existence de « races locales » au sens du concept jusqu'ici resté empirique. La réalité de ces « races » non seulement se vérifie dans le cadre d'une région géographiquement réduite, mais leur autonomie relative est soutenue par de nombreux caractères quantitatifs de plus ou moins grande héritabilité.

Cela revêt une importance réelle pour la sylviculture du hêtre, espèce longévive qui ne livre un produit de valeur qu'après une longue révolution. En effet, il apparaît que dans les rajeunissements artificiels, l'introduction de matériels de reproduction non adaptés à la station a pour effet des interactions défavorables entre le milieu et le génotype. Ces phénomènes touchent essentiellement la forme de la tige, élément qui conditionne la valeur économique des grumes.

Ces recherches donnent de précieuses indications sur la définition des territoires génécologiques en Belgique. Le matériel de reproduction des essences feuillues qui a été récolté à l'intérieur de ces entités géographiques ne devrait être utilisé que dans ces mêmes territoires.

SAMENVATTING

Belgische beukenopstanden vertonen een grote ekologische, fenotypische en genetische variabiliteit. Houtopbrengst, struktuur van de vertakking, hoogte groei, bladvorm en -afmetingen, duur van de vegetatieperiode, thermophilie van het uitlopen, knopinplanting op de eindscheut, frekwentie van de Sint-Janscheuten, herfstverkleuring en bladval tonen zich als verschijnselen die niet alleen door het groeimilieu beïnvloed worden, doch eveneens door de genetische eigenschappen van de subpopulaties, de half-sib-families en de individuen.

De subpopulaties op het Belgische grondgebied scheiden zich op een relatieve wijze af : Brabant, Midden Ardennen, Hoge Ardennen, Lotharingen-Jamoigne. Binnen deze groeigebieden vertonen subpopulaties zwakke genetische gradienten voor het ene of voor het andere kenmerk. In het algemeen onderscheiden de subpopulaties zich moeilijk.

Dit bevestigt het bestaan van standplaatsrassen, in de zin van het tot nu toe empirisch gebleven begrip. De realiteit van deze rassen is niet alleen bewezen in het raam van een klein geografisch gebied, maar hun autonomie wordt door talrijke kwantitatieve kenmerken met meer of minder hoge erfelijkheid aangetoond.

Het is mogelijk dat in de kunstmatige verjongingen een overplaatsing van standplaatsvreemde subpopulaties ongustige interakties tussen milieu en genotype voor gevolg heeft. Dit zou vooral slaan op de stamvorm.

Deze proefnemingen geven een eerste aanduiding voor de bepaling van de genekologische gebieden in België. Het autochtone vermeerderingsmateriaal van de loofboomsoorten dat binnen deze geografische eenheden geoogst werd, moet in de bebossingen alleen in de overeenstemmende groeigebieden aangewend worden.

SUMMARY

A large ecological phenotypical and genetical variability is to be found in belgian beech forests. Wood production, branching, hight growth, leaf form, leaf dimensions, length of growing season, thermophily of leaf outbreak, bud disposition on terminal shoots, frequency of Lammas shoots, leaf coloration in autumn, leaf cast are influenced not only by environment, but also by genotypes of subpopulations, half-sib families and individuals.

Several groups of subpopulations distributed in belgian country can be recognised : Brabant, Middle Ardens, High Ardens, Lorraine-Jamoigne. Inside of these growth regions, subpopulations have small genetical gradients for several characters and are distinguished with difficulty.

Results make evident the reality of « local races » at several levels, as practical foresters often have thought. The existence of these « races » is shown not only in the limits of a small country, but their rate of autonomy can be based on a good number of quantitativ characters of more or less high heritability.

It is possible that in artificial regenerations translocation of not adapted reproductive materials bring unfavorable interactions between environment and genotypes. This principally can effect growth form of trees.

These researchs are giving a first indication of the definition of genecological regions in Belgium. The autochtonous reproductive materials of beech that are collected inside of the geographical units should be utilised in reforestation only in the same land sectors.

ZUSAMMENFASSUNG

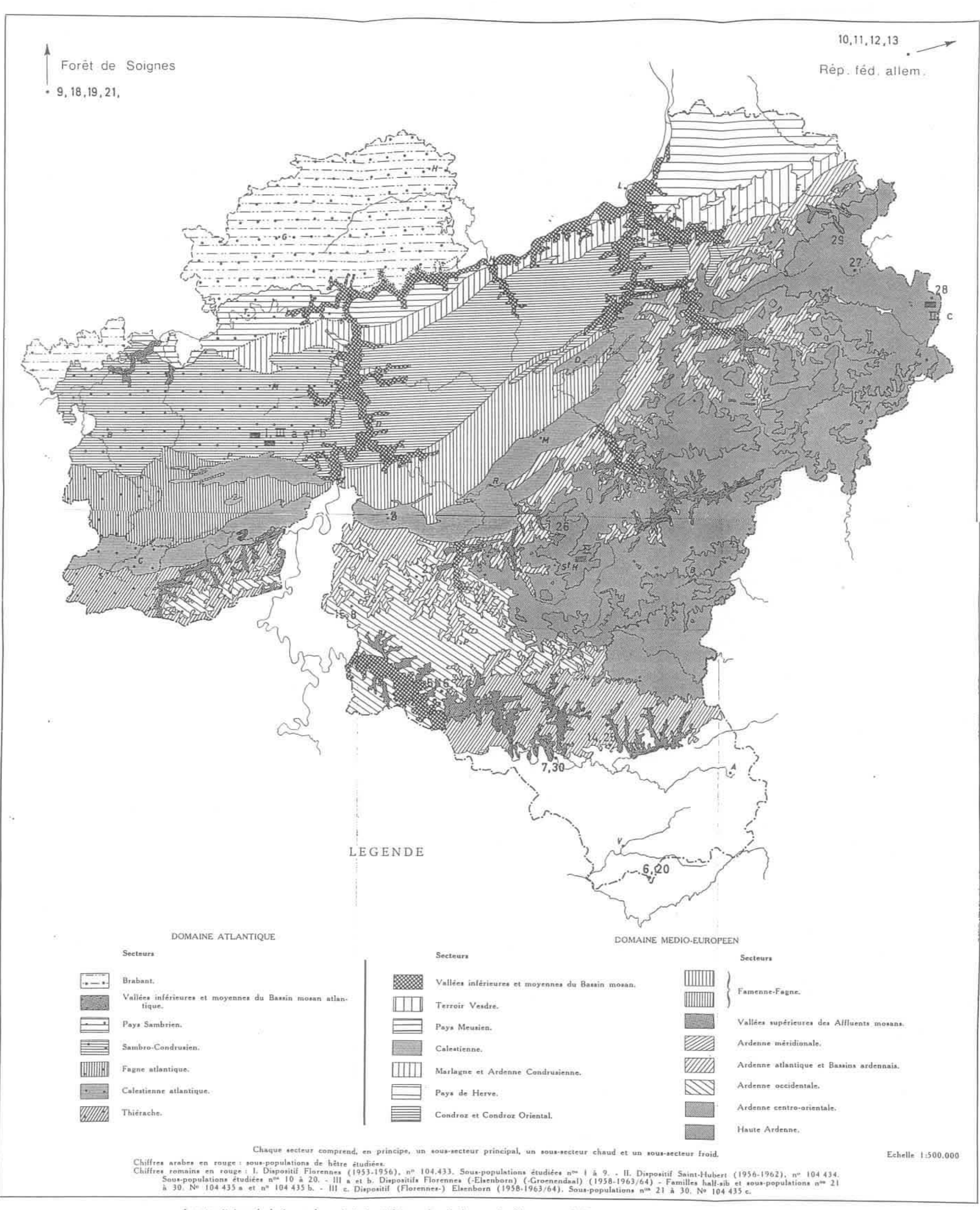
Belgische Buchenwälder zeigen eine grosse ökologische, phänotypische und genetische Variabilität. Holzertrag, Astungstruktur, Höhenwachstum, Blattform und -dimensionen, Länge der Vegetationsperiode, Austriebsthermophilie, Knospenanlage auf Terminaltrieb, Frequenz der Johannistriebe, Herbstverfärbung, Blattfall, beweisen sich als Erscheinungen die nicht nur von Wachstumsmilieu beeinflusst werden, sondern auch von den genetischen Anlagen der Subpopulationen, der Halfsibfamilien und der Individuen.

Subpopulationengruppen auf Belgischem Gebiet sondern sich auf einer relativen Weise ab : Brabant, Mittlere Ardennen, Hohe Ardennen, Lothringen-Jamoigne. Innerhalb dieser Wuchsgebieten, zeigen Subpopulationen schwache genetische Gradienten für den einen oder den anderen Charakter. Im Grossen, unterscheiden sich die Subpopulationen schwer ab.

Dies bestätigt das Bestehen von Standortsrassen verschiedener Stufen, im Sinne des bisher empirisch gebliebenen Begriffes. Die Realität dieser « Rassen » is nicht nur im Rahmen eines kleinen geographischen Gebietes bewiesen, sondern ihre Autonomie wird durch zahlreiche quantitative Merkmalen mit mehr oder weniger hoher Heritabilität gezeigt.

Es ist möglich dass in künstlichen Verjüngungen Ueberführung von Standortsfremden Subpopulationen ungünstige Interaktionen zwischen Umwelt und Genotyp zur Folge hat. Dies möchte hauptsächlich die Stammform zutreffen.

Diese Versuchen geben einen ersten Hinweis zur Definition der genökologischen Gebieten in Belgien. Das autochtone Vermehrungsgut der Laubholzarten das innerhalb dieser geographischen Einheiten geerntet wird, sollte in den Aufforstungen nur in den übereinstimmenden Wuchsgebieten verwendet werden.



Les territoires écologiques du sud de la Belgique (partim), par A. GALOUX et J. DELVAUX, Centre d'Ecologie générale, 1962.
Les sous-populations de hêtre étudiées et les dispositifs expérimentaux.